



BICENTENARIO
PERÚ 2021

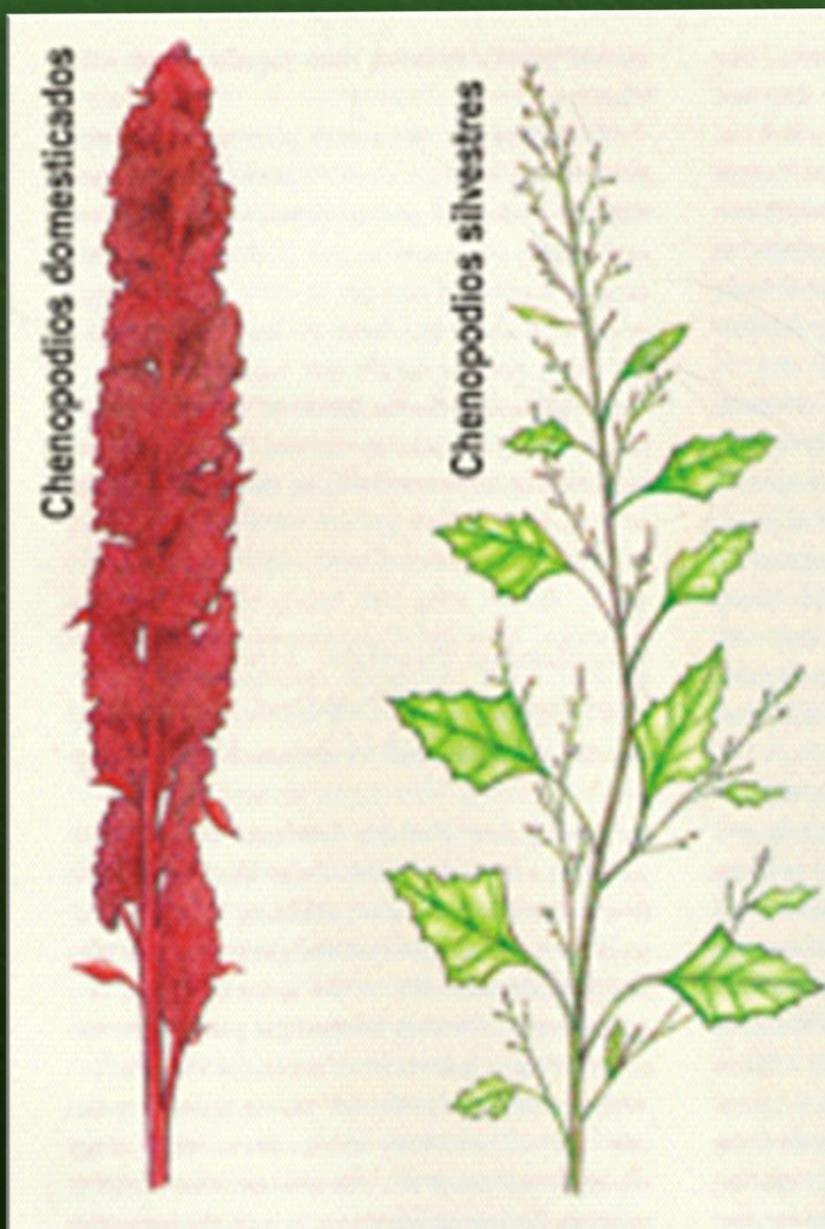


La investigación, su esencia y arte

FONDO EDITORIAL

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE TAYACAJA
DANIEL HERNÁNDEZ MORILLO

DOMESTICACIÓN DE LAS PLANTAS CULTIVADAS



DARÍO E. MEDINA CASTRO

DOMESTIACIÓN DE LAS PLANTAS CULTIVADAS

DR. DARÍO E. MEDINA CASTRO



La investigación, su esencia y arte.

DOMESTIACIÓN DE LAS PLANTAS CULTIVADAS

© Dr. Darío Emiliano Medina Castro
Dirección: Andahuaylas, Apurímac – Perú
darikmedina_06@hotmail.com
Telf: +51 999 140 920

Editada por:

© Universidad Nacional Autónoma de Tayacaja Daniel Hernández Morillo
(UNAT) - Fondo Editorial.
Dirección: Bolognesi N° 416, Tayacaja, Huancavelica - Perú
info@unat.edu.pe
Telf: (+51) 67 - 990847026
Web: <https://unat.edu.pe/>

Segunda edición digital: Junio 2022

Libro digital disponible en <https://fondoeditorial.unat.edu.pe>

Hecho el Depósito Legal en la Biblioteca Nacional del Perú N° 2022-04279
ISBN: 978-612-48962-5-5

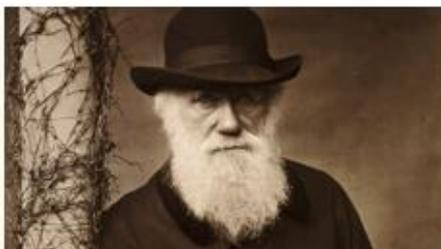
Corrección de estilo: Rolando Vaccari Ortiz
rolandvaccari@yahoo.es / Telf: +51 966 381 086

Diseño y Diagramación: Gráfica “imagen”
Ing. Efraín Campos Lorenzo
graficaimagen181@hotmail.com / Telf: +51 999 636 165

No está permitida la reproducción total o parcial de este libro, su tratamiento información, la transmisión de ninguna otra forma o por cualquier medio, ya sea electrónico, mecánico, por fotocopia, por registro u otros métodos, sin el permiso previo y por escrito de los titulares del copyright.

ÍNDICE

Prefacio	3
Capítulo I	
Vision panorámica y grandes personalidades que contribuyeron al conocimiento de la evolución de las plantas cultivadas	5
Capítulo II	
Fundamentos teóricos de los aspectos relacionados con la evolución y domesticación de las plantas cultivadas	43
Capítulo III	
Domesticación como un proceso	74
Capítulo IV	
El síndrome de la domesticación	110
Capítulo V	
Cuellos de botella genéticos	149
Referencias	192



PREFACIO

¿Que comemos y de donde viene lo que comemos? Esta incógnita nos lleva a un viaje en el tiempo y en el espacio, y como producto de ello se llega a la conclusión que la civilización depende del conocimiento de las plantas y su cultivo, convirtiendo en este contexto a la botánica en una de las ciencias más antiguas, que aporta conocimientos indispensables para entender la conservación de los recursos genéticos de las plantas cultivadas, así como aportes de los estudios filogeográficos que junto con la genética de poblaciones, nos permitan conocer la microevolución y macroevolución de las plantas domesticadas, y que es actualmente uno de los temas más importantes para el futuro de la humanidad.

No obstante, muchos miembros de la sociedad industrial moderna jamás han visto o parecen no reconocer que las plantas silvestres poco apreciadas son las progenitoras de nuestros actuales cultivos que sustentan no sólo las necesidades alimenticias y de salud, sino también, los de vestimenta y cobijo. Por lo tanto, la importancia de la domesticación de las plantas permitió tener cosechas controladas y una fuente de alimentación constante y permanente, no casual como la caza y la recolección.

Por otro lado, las necesidades de almacenamiento de esta agricultura creciente, generó la creación de contenedores y recipientes de distintos tipos, dando nacimiento por ende a la cestería y la cerámica. Es por ello que con las primeras domesticaciones de las actuales plantas cultivadas y con una agricultura organizada se permitió satisfacer las necesidades alimentarias, lo que nos condujo a la producción de excedentes dando origen a la economía, permitiendo al hombre la oportunidad de crear nuevas ideas ampliando las especies domesticadas. Sin embargo, curiosamente en la actualidad casi la totalidad de los cultivos alimenticios del mundo están basados en no más de nueve especies vegetales, pero que en el futuro cualquiera de los cientos y miles de especies podría resultar inestimables para este fin.

Actualmente podemos avizorar nuevos desafíos, gracias al significativo avance realizado en las últimas décadas y que, más allá de la simple descripción de los genes, con el establecimiento de la era genómica, cuyo reto es producir modelos utilizando la información proveniente de las secuencias de los genomas de las plantas modelo, variaciones de las poblaciones, perfiles de expresión génica, amparados en la proteómica, metabolómica y circuitos genómicos. Esto significa que los estudios en el ámbito genómico

contribuirán al renacimiento de la ciencia de las plantas cultivadas, sobretodo en el Perú, considerado uno de los más ricos en biodiversidad en el mundo, lo que a su vez necesitaría que las políticas de Estado deben hacer un gran esfuerzo para generar alternativas que permitan avizorar en un futuro no lejano, aportes de nuevos cultivos, variedades o performances a la humanidad tal como lo hicieran nuestros antepasados chimús, mochicas e incas.

Consciente y comprometido con el reto, he puesto todo mi esfuerzo en la preparación de este libro, con el firme propósito de contribuir con las bases teóricas generales sobre los principales aspectos involucrados en el proceso de domesticación de las plantas cultivadas, detallando de manera somera aspectos genéticos y moleculares que han intervenido en el largo proceso de domesticación y que nos brinda una visión a futuro: con la ayuda de las modernas técnicas y herramientas podemos lograr en corto tiempo lo que la Naturaleza y nuestros antepasados han logrado en miles de años.

Mayores beneficios encontrarán nuestros lectores si refuerzan sus conocimientos y estudios con la literatura que sustenta esta obra que ha sido cuidadosamente seleccionada en base a la actualidad y calidad de información que contiene.

Dr. Darío Emiliano Medina Castro

CAPÍTULO I

VISION PANORÁMICA Y GRANDES PERSONALIDADES QUE CONTRIBUYERON AL CONOCIMIENTO DE LA EVOLUCIÓN DE LAS PLANTAS CULTIVADAS

Explorar el extraño y maravilloso mundo de la genética vegetal es fascinante. Nos centraremos particularmente en los atributos genéticos que hicieron posible la domesticación, en gran parte accidental, de los principales cultivos por parte de varias culturas. Existen varios temas fundamentales ¿cómo las peculiares e inconstantes constituciones genéticas de las plantas preparan el escenario para el surgimiento de los cultivos? También preguntaremos: ¿por qué, después de más de diez milenios de agricultura, en todo el mundo todavía se cultivan tan pocas plantas como los principales cultivos básicos?

Las respuestas a estas interrogantes se encontrarán observando los resultados a menudo sorprendentes de investigaciones recientes sobre la organización del genoma de las plantas. Estos descubrimientos en genética vegetal están proporcionando información poderosa que nos permite dilucidar los mecanismos biológicos involucrados en la domesticación de cultivos. Los nuevos hallazgos también refuerzan la hipótesis que las primeras domesticaciones, al menos en sus primeras etapas, fueron en gran parte procesos no intencionales por parte de los primeros agricultores.

Se estima que hay al menos 400 000 especies y variedades de plantas, muchas de las cuales son comestibles, útiles de alguna otra manera o tienen diversos usos: alimento, ropa, refugio, medicina, ritual o estética. Cada una de estas decenas de miles de plantas debería ser potencialmente apta para cultivarlas. Todas se encuentran agrupadas en unas 460 familias. A pesar de la aparente plenitud de riqueza botánica y muchos milenios de experiencia de domesticación y cultivo, solo cultivamos unas 150 especies para consumo humano. Aún más notable es que la mayor parte del suministro mundial de alimentos proviene de menos de veinte cultivos importantes. Nuestra dependencia de una gama tan estrecha de cultivos no se debe simplemente a una falta de esfuerzo para utilizar otras especies. De hecho, la gente en todo el mundo lo ha intentado y fracasado en repetidas ocasiones para domesticar diversas plantas como alimentos nutritivos que resultaron ser recalcitrantes. Varios ejemplos de tales especies tan complicadas de domesticación se encuentran en el género *Zizania* "arroz silvestre", estrechamente relacionado con el arroz asiático. Así que regresamos a la pregunta principal: ¿por qué cultivamos tan pocas especies? ¿Por qué solo unas pocas especies poseen esas características inusuales y especiales que las hacen relativamente susceptibles y fáciles a la domesticación?

Si este es el caso, ¿cuáles son las propiedades misteriosas y cómo, de todas ellas, los primeros agricultores aprendieron a manipularlas? ¿O fue la domesticación simplemente un accidente de la evolución, una serie de sucesos y procesos contingentes que llevaron a

la coevolución de lo que finalmente resultó ser una asociación simbiótica muy exitosa entre humanos y plantas cultivables?

En realidad, sólo una fracción diminuta de lo que está disponible en la Naturaleza y una biodiversidad muy rica ha sido incluida en la alimentación como parte del patrimonio de la humanidad, es decir, solo hacemos uso de un 4.3 %, una cantidad muy insignificante.

La domesticación de los cultivos a través del tiempo, es el proceso de seleccionar artificialmente las plantas para adecuarlos a los requisitos y demanda de consumo de los humanos: sabor, rendimiento, almacenamiento y prácticas de cultivo. Existe una creciente evidencia de que la domesticación de los cultivos puede alterar profundamente las interacciones entre plantas, herbívoros y sus enemigos naturales. En general, se sabe poco acerca de cómo estas interacciones se ven afectadas por la domesticación en los diferentes rangos geográficos del mundo donde se originaron estos cultivos, donde éstas son simpátricos con la planta ancestral y comparten con la comunidad de artrópodos asociados con a estos cultivos. En general, la domesticación ha reducido consistentemente o en algunos casos eliminado la resistencia química contra muchos insectos, mejorando el desempeño de los insectos herbívoros y enemigos naturales en las plantas de cultivo. Se necesitan más estudios para comprender como los cambios en la morfología y los rasgos relacionados con la resistencia que surgen del proceso de domesticación pueden interactuar con la variación ambiental para afectar las interacciones de las especies en múltiples escalas en agroecosistemas y ecosistemas naturales.

A través de una serie de temas y aspectos teóricos, este libro tiene como objetivo resaltar los procesos básicos antiguos, dinámicos y en curso de domesticación de las plantas cultivadas, y como estas continúan dando lugar a nuevos cultivos, variedades y prácticas agrícolas. Para los fines y entendimiento del contenido de la obra, el concepto de domesticación se considera en sentido amplio, para abarcar una variedad de enfoques disciplinarios que pueden arrojar luz sobre las posibles aplicaciones de esos procesos para mejorar la gestión contemporánea de agrobiodiversidad. Los factores que co tribuyen a la domesticación y diversificación de las plantas cultivadas es examinado mediante el análisis de evidencias arqueológicas, agro morfológicas, etnohistóricas, etnográficas, ecológicas y genéticas. Las presentaciones abordarán en forma general o resumida la diversidad de cultivos en el nivel del acervo genético, incluidos los domesticados, sus variedades locales y especies silvestres y malezas estrechamente relacionadas.

La mejora de los cultivos es muy crucial para satisfacer la demanda alimentaria mundial en presencia de diferentes desafíos como el cambio climático, la reducción de tierras cultivables y el aumento del crecimiento de la población en forma exponencial. A

partir del entendimiento genético, fisiológico, ecológico entre otras disciplinas, los programas de mejora de los cultivos se esfuerzan continuamente por aumentar el rendimiento de los cultivos, mejorar la calidad de los cultivos y mejorar la tolerancia de los cultivos a las tensiones bióticas y abióticas. La domesticación tiene un gran papel en el aumento de la productividad agrícola mediante la selección de plantas de cultivo adecuadas para los seres humanos como variedades de alto rendimiento con resistencia a estreses bióticos y abióticos, mejora de la calidad nutricional, gran tamaño de semillas y frutos, no dehiscencia, reducción de los mecanismos de dispersión de semillas, un Hábito de crecimiento más compacto, plantas de cultivo de maduración temprana. Las plantas cultivadas domesticadas para uso humano y animal se derivan de un ensamblaje filogenéticamente diverso de ancestros silvestres a través de la selección artificial de diferentes rasgos. El fitomejoramiento y la domesticación de plantas de cultivo tienen un impacto profundo en la diversidad genética al seleccionar los cultivos deseables y al descuidar otras plantas de cultivo con características indeseables. La domesticación de las plantas de cultivo pasó de las sociedades cazadoras-recolectoras a las agrícolas que lideraron el surgimiento de la civilización moderna.

La cantidad o cuanto de diversidad genética disponible en una población reproductora es la base genética de esa población. En otras palabras, la base genética representa el espectro de variabilidad genética en una población de fitomejoramiento. Dependiendo de la cantidad de diversidad genética presente en una población de fitomejoramiento, la base genética es de dos tipos, a saber: base genética amplia y base genética estrecha. Se dice que las poblaciones de plantas que están compuestas por varias líneas puras, líneas puras o heterocigotos y homocigotos tienen una amplia base genética. Ejemplos de tales poblaciones son variedades seleccionadas en masa, variedades multilínea, sintéticos, compuestos y razas terrestres. Estos genotipos tienen una adaptación más amplia a los cambios ambientales. Se dice que las poblaciones de plantas que se han desarrollado a partir de un solo homocigoto o heterocigoto tienen una base genética estrecha. Ejemplos de tales poblaciones son variedades de línea pura, variedades desarrolladas por retrocruzamiento, método de pedigrí a granel y método descendiente de semilla única, variedad clonal e híbridos entre dos líneas puras. La pérdida genética está directamente relacionada con la reducción de la diversidad genética, incluida la pérdida de genes individuales, así como la pérdida de combinaciones particulares de genes, como los que se manifiestan en las variedades locales adaptadas localmente. Finalmente, la erosión genética es el agotamiento de la variación de la población debido a la endogamia y la deriva genética, que en gran medida causa el peligro de pequeñas poblaciones aisladas. Este estrechamiento de la diversidad genética podría resultar en la pérdida total

de las plantas cultivadas. Las principales causas de la vulnerabilidad genética son una base genética estrecha, generalizada de variedades dominantes, problema agravado por el uso generalizado de una o pocas variedades genéticamente uniformes en una gran hectárea (dominio espacial), falla de la resistencia vertical (efectuado por una sola o unos pocos genes (monogénicos u oligogénicos) y muy específicos y susceptibles de cambios en las razas de patógenos. Algunos datos históricos proporcionados por la FAO se ven a continuación en la Tabla 1.

Tabla 1. Historia y consecuencias de la vulnerabilidad genética de las plantas cultivadas

País	Cultivo	Causa	Consecuencia
Irlanda	Papa	Phytophthora infestans devastó una nueva variedad, Lumpers	La hambruna irlandesa de la papa, millones de irlandeses murieron y dos millones emigraron.
India	Arroz	Cochliobolus miyabeanus	La gran hambruna de Bengala.
USA	Maíz	Helminthosporium maydis devastó nuevos híbridos (Texas Male Sterile, TMS)	Eliminó $\frac{1}{4}$ del maíz de los EE.UU. Una pérdida de mil millones de dólares.
Francia	Uva	Phylloxera vitifoliae	Las uvas totalmente aniquiladas.

La evolución de plantas cultivadas incluye procesos de domesticación y relación entre la selección natural y humana de rasgos específicos. Todos los conocimientos sobre el uso, origen y domesticación, y los principales acontecimientos que condujeron al status actual de manera vertiginosa en los campos de la investigación básica y experimental incluyen:

1. Final de la Segunda Guerra Mundial y el Código de Nuremberg establecido en 1949.
2. Convención sobre el Comercio Internacional de Especies en Peligro de Extinción (CITES) de fauna y flora silvestres establecido en 1973.
3. Convenio sobre la Diversidad Biológica establecido en 1992.

Las preguntas planteadas anteriormente han preocupado a los científicos y cultivadores durante siglos. Nada menos que una autoridad como Charles Darwin dedicó un libro completo al tema de la domesticación de las plantas y animales. Por ejemplo, habló de un extenso experimento para convertir la avena inglesa silvestre, *Avena fatua*, en un cultivo útil. La avena silvestre es normalmente una especie de maleza bastante problemática que atormenta a los cultivadores de cereales, pero el experimento logró producir una nueva forma agrónomicamente útil que era casi idéntica a la avena cultivada, *Avena sativa*. Una de las primeras figuras más influyentes en el estudio de la domesticación de cultivos fue el

botánico suizo Alphonse de Candolle, contemporáneo de Darwin. De Candolle reconoció que la clave para comprender la domesticación de los cultivos era determinar sus lugares de origen. También se dio cuenta de que la domesticación de cultivos había ocurrido relativamente reciente en términos de tiempo geológico, y probablemente después de la última Edad de Hielo importante, que terminó alrededor de 15 000 A.C. Sus principales argumentos se establecieron en el tratado titulado: *Origen de las plantas cultivadas*.

De Candolle fue un científico y erudito interdisciplinario poco común; botánico de formación, pero también reconocido por el valor de su trabajo en otros campos, como la lingüística, los textos históricos y la arqueología.

Siguiendo los pasos de De Candolle, quien estableció el estudio del origen y la genética de los cultivos como disciplina académica rigurosa, nace la imponente figura de **Nikolai Ivanovich Vavilov**. Este genetista ruso ha sido considerado como el Darwin del siglo XX. Tal epíteto puede parecer exagerado para aquellos que desconocen la época de la vida y el tiempo de Vavilov. Sin embargo, es cada vez más reconocido como uno de los científicos más destacados del siglo XX, no sólo por su contribución a la biología, sino también por su heroísmo frente a la terrible adversidad durante las purgas estalinistas de finales de la década de 1930 (Recuadro 4.1).

En 1956, su demorada rehabilitación en la URSS comenzó con la republicación de sus obras. A pesar de su trágico destino, que hace un símil con la persecución de Galileo en el siglo XVII, Vavilov y sus sucesores hicieron muchas contribuciones duraderas al entendimiento de la domesticación de los cultivos. La más importante de éstas fue la demostración que los principales cultivos provienen de algunas regiones localizadas, denominadas *Centros de Origen*.

Nacido en 1887, Vavilov fue un erudito con intereses en botánica, genética, agronomía y geografía. También poseía los impresionantes talentos organizativos que lo llevaron a convertirse en uno de los académicos más ilustres de la URSS. Hizo varias visitas prolongadas y productivas a Asia y las Américas, y se inspiró particularmente por William Bateson (uno de los redescubridores británicos del trabajo de Mendel, que acuñó el término *genética*) en el Reino Unido. Durante la década de 1920, y a pesar de ocupar los onerosos cargos administrativos de director del Instituto de Genética y presidente de la Academia Lenin de Ciencias Agrícolas en Moscú, Vavilov personalmente organizó y/o participó en más de cien expediciones a 64 países de todo el mundo, con el fin de investigar los orígenes de los cultivos. En una expedición a América del Norte, Vavilov y su equipo recolectaron varios miles de muestras de plantas, que se llevaron para su conservación en la URSS.

Finalmente, Vavilov acumuló un banco de semillas de valor incalculable que hoy cuenta con 380,000 genotipos de 2,500 especies. Publicó decenas de artículos y libros sobre su investigación; fundó más de 400 institutos de investigación en toda la URSS; y transformó nuestro pensamiento sobre los orígenes de la agricultura. La motivación de Vavilov para tales esfuerzos estajanovistas (movimiento obrero socialista) fue la combinación juiciosa de curiosidad científica y un deseo genuino de mejorar la producción agrícola en su tierra natal. En 1930, Vavilov estaba en el apogeo de su fama, ganador del Premio Lenin con reputación internacional como investigador innovador en genética vegetal. Al mismo tiempo, era un científico profundamente práctico que aplicó vigorosamente su conocimiento de la genética moderna en el difícil esfuerzo por aumentar los rendimientos de los cultivos, especialmente en las regiones agrícolas del sur de la URSS, entonces propensas a la hambruna, alguna vez conocido como *El Granero de Europa*.

De repente, a mediados de la década de 1930, y para gran consternación de los biólogos en la URSS y del mundo, el eminente científico cayó dramáticamente en desgracia oficial y su reputación fue socavada maliciosamente por las maquinaciones pseudocientíficas de una camarilla dirigida por el notorio Trofim Denisovich Lysenko.

Lysenko fue un discípulo prometedor de Vavilov, quien inicialmente publicó algunos estudios importantes sobre la fisiología de los cultivos, pero luego desarrolló una versión extraordinaria de la desacreditada teoría lamarckiana de la evolución, según la cual las características adquiridas supuestamente pueden heredarse. También atacó a la genética mendeliana y sus partidarios, incluido a su antiguo mentor, Vavilov. Los puntos de vista heterodoxos de Lysenko se adaptaban a la ideología soviética predominante que consideraba las influencias ambientales (potencialmente controlables) como más importantes en biología que los factores genéticos (incontrolables). Fiel a su origen proletario, hijo de un campesino ucraniano, Lysenko no aprendió a leer ni a escribir hasta los trece años y siempre se sintió inseguro acerca de su conocimiento de la ciencia en general y de la biología en particular. Gracias a sus publicaciones, pronto se convirtió en el favorito de Stalin y con su anuencia, Lysenko finalmente reemplazó a Vavilov en todos sus puestos principales y fue libre de aplicar sus teorías defectuosas a la producción de cultivos, con consecuencias predeciblemente desastrosas para la producción de alimentos en la URSS. Lysenko pasó la mayor parte de la década de 1930 denunciando a su antiguo maestro en términos cada vez más insultantes.

Durante varios años, el desventurado Vavilov fue acosado y perseguido repetidamente por su adherencia, similar a Galileo, a la genética mendeliana. Frente a acusaciones cada vez más históricas de crímenes capitales como sabotaje, espionaje y terrorismo, se mantuvo firme en sus principios en 1939.

Por desgracia, esto no era mera retórica. Un año después, Vavilov había sido arrestado por un cargo inventado de sabotaje agrícola, además de una serie de acusaciones igualmente falsas. Tras un interrogatorio a menudo brutal de once meses, fue sometido a un juicio ficticio y en 1941 fue condenado a muerte (luego la pena fue conmutada por cadena perpetua). Durante un año más, Vavilov soportó un período miserable de privaciones extremas, primero en un campo de concentración en Saratov en el Volga, y finalmente en el sombrío campo de trabajos forzados de Magadán en el Este de Siberia. El 26 de enero de 1943, este gigante de la ciencia que contribuyó tanto a la agricultura, murió de escorbuto y distrofia, provocada por una desnutrición prolongada.

Es sumamente irónico que un hombre que había hecho tanto para mejorar el suministro de alimentos a su país fuera golpeado y muerto de hambre por agentes de ese mismo Estado. Si algún científico merece un premio Nobel póstumo, seguramente es Nikolai Ivanovich Vavilov.

El legado de Vavilov sobre los centros de origen de los cultivos, es fundamental, pues todos estos centros se ubican entre los 20 – 45 grados de latitud; regiones montañosas y climas templados. El impacto de la Teoría de Vavilov de los centros de origen se puede resumir en los siguientes acontecimientos impactantes:

1. Sus teorías han sido incorporadas profundamente en el núcleo del dogma agrícola enseñado en todo el mundo.
2. Las políticas y planes internacionales han sido desarrollados sobre la base de sus ideas.
3. Las predicciones de Vavilov de la aparición de formas y especies desconocidas en los centros de origen han sido un método de guía para las búsquedas biogeográficas.
4. Su concepto de que las enfermedades y plagas coevolucionan en los centros de origen de las plantas cultivadas ha proporcionado una hoja de ruta para los coleccionistas de la valiosa diversidad genética.
5. Uno de los impactos duraderos de las teorías de Vavilov es la creación internacional de los *Bancos de Germoplasma* donde los recursos genéticos pertenecen a la humanidad.

En este sentido, a partir de estos sucesos se empezaron a crear Bancos de Germoplasma a nivel mundial, pero es importante indicar que lo más reciente y resaltante es el Arca de Noé (Bóveda del Día Final, cripta del día del juicio) ubicado en Svalbard, Noruega:

1. Alberga muestras de más de cien países.
2. Se encuentra excavada a 130 metros bajo profundidad en una montaña a base de piedra arenisca.

3. Impermeable a la actividad volcánica, terremotos, radiación y crecida del nivel del mar.
4. Semillas perdurarán más de 10 000 años.

Explorar lo extraño y maravilloso mundo de la genética vegetal, particularmente sobre los atributos genéticos que hicieron posible la domesticación de los principales cultivos por varias culturas neolíticas tempranas es sorprendente. Varios temas fundamentales se abordarán, por ejemplo, cómo constituciones genéticas peculiares e inconstantes de las plantas preparan el escenario para la aparición de los cultivos o nuevas variedades. Hay también muchas preguntas: ¿Por qué, después de más de 10 000 años de agricultura, la gente de todo el mundo todavía cultiva tan pocas plantas como su principal alimento básico?

Comenzaremos a responder esta pregunta mirando los resultados a menudo sorprendentes de las recientes investigaciones sobre la organización del genoma vegetal. Los descubrimientos en genética vegetal están proporcionando poderosas percepciones que nos permiten dilucidar los mecanismos biológicos implicados en la domesticación de cultivos. Los nuevos hallazgos refuerzan la hipótesis que las primeras domesticaciones, al menos en sus comienzos, fueron en gran parte procesos no intencionales por parte de los primeros agricultores.

Estas interacciones planta-hombre estudian la botánica económica, que desde una variedad de ángulos diferentes y de su conocimiento que de ella se tenga depende una variedad de disciplinas, incluyendo arqueología, sociología, genética y ecología además de la botánica básica entre otras, para explicar estas interrelaciones y sus efectos sobre la evolución y domesticación de las plantas, el beneficio a la sociedad y a la sostenibilidad de nuestro planeta dinámico.

En ese sentido se presenta una compilación a fin de identificar las fechas de diversos descubrimientos críticos, eventos, viajes, invenciones, publicaciones, etc. que se relacionan con plantas de importancia económica, para tener una idea y preparar el escenario, por así decirlo, alineando con las consideraciones cosmológicas: la formación del Universo, el sistema solar y nuestro planeta.

Los siguientes acontecimientos en una línea de tiempo se relacionan con la aparición de vida en la Tierra, comenzando hace unos cuatro mil millones de años. La evolución de nuestros antepasados inmediatos comenzó hace unos 4 millones de años, en tanto que los primeros seres humanos verdaderos aparecieron en África hace aproximadamente 1,5 millones de años. Nuestro uso de las plantas comienza aproximadamente en ese punto, con descubrimientos como el fuego, la construcción de refugios y el uso cosmético de tintes.

Hace unos 150,000 años comenzamos a incorporar flores en los entierros rituales; Existe alguna evidencia de que hace 60,000 años comenzamos a usar varias hierbas debido a sus propiedades medicinales. Hace unos 16 000 años comenzó el cuidado de plantas cultivadas; la domesticación de varias plantas y animales hace 10 000 años. La mayoría de nuestras plantas de cultivo importantes fueron domesticadas durante los siguientes miles de años, y solo un puñado de plantas se han domesticado en los últimos dos milenios.

CRÓNICA DE LOS PRINCIPALES SUCECOS, EVOLUCIÓN, DESCUBRIMIENTOS DE LAS PLANTAS Y PRODUCTOS LIGADOS A ELLA DE IMPORTANCIA PARA LA HUMANIDAD

AÑO A. C.	EVENTO, DESCUBRIMIENTO, PUBLICACIÓN
13 800' 000 000	Gran Explosión o Big Bang
12 500' 000 000	Se forman las galaxias
6 000'000 000	Formas solares
5 000'000 000	Formas del Sistema Solar
4 500'000 000	Forma terrestre
4 000'000 000	Inicio de la vida en la Tierra (algas verdeazules)
3 700'000 000	Vida microbiana más antigua (estromatolitos)
1 600'000 000	Evolución de plantas multicelulares
425'000 000	Evolución de las plantas terrestres
395'000 000	Evolución de los insectos
380'000 000	Evolución de los helechos
350'000 000	Evolución de las gimnospermas
216'000 000	Evolución de los mamíferos
200'000 000	Comienza la deriva continental
123'000 000	Evolución de las plantas con flores
69'000 000	Evolución de los primates
67'000 000	Extinción de los dinosaurios
60'000 000	Evolución de pastos (fósiles más antiguos)
14'000 000	<i>Ramapithecus</i> , el primate humano más antiguo, evoluciona en África e India
11'000 000	Evolución de los animales herbívoros
7'000 000	<i>Sahelanthropus tchadensis</i> ("hombre Toumai"), la especie de homínido más antigua, evoluciona en África

4'400 000	<i>Ardipithecus ramidus</i> ("ardi") evoluciona en África
4'400 000	<i>Australopithecus afarensis</i> ("Lucy") evoluciona en África
3'700 000	Evolución de los caballos modernos
3'400 000	La dieta humana primitiva se basa en pastos y juncos de la sabana
3'200 000	Grandes capas de hielo se acumulan sobre los continentes del norte
2'400 000	Comienza el Paleolítico (Edad de Piedra)
2'400 000	Homínidos en África fabrican las primeras herramientas de piedra
2'000 000	<i>Australopithecus boisei</i> y <i>A. robustus</i> evolucionan
1'900 000	<i>Homo habilis</i> ("Handy Man") evoluciona en África; primeras hachas de mano
1'760 000	Herramientas de piedra más avanzadas
1'600 000	Simios y prehumanos usan ocre rojo como cosmético
1'500 000	<i>Homo erectus</i> , primer ser humano verdadero, emerge en África
1'400 000	Descubrimiento del fuego
1'000 000	<i>Homo erectus</i> migra a través de los trópicos del Viejo Mundo
900 000	Primer uso de herramientas de piedra en Europa
800 000	<i>Homo erectus</i> puebla las zonas templadas; hace refugios de ramas
420 000	Primeras cabañas (Francia); primeros pescadores (Francia)
200 000	<i>Homo sapiens</i> ("Hombre pensante") evoluciona
200 000	Aparecen hachas de mano artísticas
150 000	Hombres de Neandertal emergen en la Europa paleolítica; entierros rituales y en el Lejano Oriente
127 000	Última glaciación y período de calentamiento asociado
79 000	Lámparas de aceite hechas de piedra
72 000	Los primeros humanos usan el fuego para calentar las rocas durante la fabricación de herramientas
60 000	Primeras pruebas de la medicina herbolaria
45 000	Se desarrolló la música y la literatura oral (Asia)
40 800	Las pinturas rupestres más antiguas
35 000	Registros escritos más antiguos
35 000	Cazadores asiáticos cruzan el estrecho de Bering
35 000	Aparecen los cromañones; disminución de los neandertales

35 000	Flauta, primer instrumento musical conocido, descubierto en una cueva en Alemania
30 000	Uso temprano de harina de tubérculos (quizás papa) en Italia, Rusia y República Checa
30 000	Asentamientos humanos en México
27 000	Arte rupestre (Francia); cerámica y escultura (Checoslovaquia)
21 000	Se inventa la aguja de coser
20 000	Cebada molida, la evidencia más antigua de procesamiento de alimentos (Israel)
18 000	Se inventa el arco y la flecha (Europa)
18 000	Las capas de hielo de Laurentide y Escandinavia alcanzan su mayor extensión
16 000	Comienza el Mesolítico
16 000	Comienza la producción de plantas cultivadas
15 000	Invento de las cuerdas (Francia)
13 000	Se desarrollan piedras de moler cereales (Egipto)
11 000	Se desarrolla la cerámica (Japón)
11 000	Domesticación de la calabaza de botella (¿África?)
10 000	La población mundial alcanza los 4 millones
9 000	Comienza el Neolítico (Nueva Edad de Piedra)
9 000	Trigo <i>emmer</i> y cebada domesticados (Palestina)
8 500	Pallar o frijol de Lima domesticado (América del Sur)
8 000	Lino, la fibra textil más antigua, utilizada por primera vez
8 000	Finaliza la última Edad de Hielo
8 000	Puente de tierra de Bering cortado
8 000	Papa domesticada (Perú)
8 000	Calabaza domesticada (Mesoamérica)
8 000	Camote domesticado (Perú)
8 000	Frijol común domesticado (América del Sur)
8 000	Olluco domesticado (Sudamérica)
8 000	Población mundial alcanza los 5 millones
7 500	Arroz domesticado (Indochina)
7 500	Centeno domesticado (Siria)
7 000	La agricultura comienza a reemplazar a cazadores-recolectores
7 000	Vida de pueblo en el Cercano Oriente (inicio de la civilización)
7 000	Trigo <i>einkorn</i> domesticado (Siria)

7 000	Trigo duro domesticado (Anatolia)
7 000	Ñames (<i>Dioscorea</i> spp.) domesticados (Indonesia)
7 000	Plátano domesticado (Indonesia)
7 000	Coco domesticado (Indonesia)
7 000	Primera metalurgia (Anatolia)
7 000	Caña de azúcar domesticada (Nueva Guinea)
6 800	Lentejas bajo cultivo (Israel)
6 500	Frijoles y calabazas domesticados (México)
6 500	Primera domesticación de plantas en los Andes
6 500	Domesticación del lino (Silesia)
6 500	Elaboración de tejidos y estampados (Anatolia)
6 300	Quinoa domesticada (Sudamérica)
6 000	Comienza la Edad del Cobre
6 000	Pan de trigo domesticado (suroeste de Asia)
6 000	Frutos cítricos domesticados (Indochina)
6 000	Lentejas domesticadas (suroeste de Asia)
6 000	Calabazas domesticadas (México)
6 000	Comienza la elaboración de cerveza malteada
6 000	Mijo perla espadaña domesticado (Argelia)
6 000	Mijo de dedo domesticado (Etiopía)
5 500	Maíz domesticado (Mesoamérica)
5 500	Mijo cola de zorro domesticado (China central)
5 500	Melocotón domesticado (China central)
5,000	El maíz, cultivo importante en el valle de Tehuacán de México
5 000	Aguacate domesticado (México)
4 500	Palmera datilera domesticada (India)
4 500	Sorgo domesticado (Sudán)
4 500	Caza - recolección y pesca en Japón
4 300	Algodón domesticado (México)
4 300	Frijol tepari domesticado (México)
4 000	Comienza la Edad del Bronce
4 000	Uvas domesticadas (Turquestán); comienza la elaboración del vino
4 000	Palma aceitera domesticada (Sudán)
4 000	Gusanos de seda domesticados (China)

- 3 500 Se inventa la rueda (Sumeria)
- 3 500 Primera escritura
- 3 500 Olivo domesticado (Creta)
- 3 300 Domesticación de *Canavalia ensiformis*, Jack bean (América del Sur)
- 3 300 Coca domesticada (Sudamérica)
- 3 000 Arado inventado (Cercano Oriente)
- 3 000 Algodón domesticado (India)
- 3 000 Maní domesticado (Perú)
- 3 000 Arroz bajo cultivo en China
- 2 800 Se inventa la cuerda de cáñamo (China)
- 2 800 Inundaciones cubren gran parte de Mesopotamia
- 2 800 Se inventa la hoz (Sumeria)
- 2 800 El emperador Shen Nung publica Pen Tsao, el primer herbolario
- 2 700 Té utilizado por primera vez en China
- 2 600 Pirámides construidas en Egipto; ciudades del valle del Indo
- 2 600 Panaderos egipcios desarrollan más de 50 variedades de pan
- 2 500 Egipcios utilizan papiro como material de escritura
- 2 500 Se domestica el ñame (*Dioscorea*) africano (África occidental)
- 2 000 Alfalfa domesticada (Irán)
- 2 000 Té y plátano cultivados en India
- 2 000 Manzanas cultivadas en el valle del Indo
- 2 000 Higos cultivados en Arabia
- 2 000 Sandía cultivada (África)
- 2 000 Población mundial alcanza los 50 millones
- 1 750 Código de Hammurabi regula la cerveza (Babilonia)
- 1 700 Centeno cultivado en Europa del Este
- 1 680 Los egipcios desarrollan pan con levadura
- 1 500 Soya domesticada (Manchuria)
- 1 500 Hoces y guadañas de bronce utilizadas en Europa
- 1 500 Arroz africano domesticado, *Oryza glaberrima* (África occidental)
- 1 495 La reina Hatshepsut envía un equipo a la tierra de Punt para recolectar especias
- 1 450 Mesopotámicos usan sembradora

1 400	Primer alfabeto completado
1 400	Fundición y forja de hierro (Anatolia)
1 300	Yuca domesticada (América del Sur)
1 300	Girasol domesticado (América del Norte)
1 200	Comienza la Edad del Hierro
1 000	Avena domesticada (Europa Central)
1 000	Fenicios hacen terrazas en las laderas para evitar la erosión
1 000	Maíz de mazorcas grandes domesticado (México)
1 000	Mijos domesticados (Corea)
800	Pirámides más antiguas del Nuevo Mundo
800	Inundación generalizada destruye gran parte de Mesopotamia
700	Fundación de Roma
700	Azada inventada (América del Norte)
600	Auge de la ciencia en Grecia, China, etc.
500	Té domesticado (Tíbet)
500	Clavo de olor domesticado (Indonesia)
500	Selección y mejoramiento de maíz en Sudamérica
500	Grosella domesticada
500	Hoces y guadañas de bronce en uso en Europa
484	Herodoto observa algodón en India
400	Tabaco domesticado (Sudamérica)
400	Hipócrates compila una lista de usos de hierbas y especias
399	Sócrates se suicida, presumiblemente usando cicuta venenosa (<i>Conium maculatum</i>)
350	Tabaco usado por primera vez en América del Norte
300	Agricultores griegos rotan los cultivos para lograr la fertilidad
200	Mijo perla cultivado en África subsahariana
250	Cacao cultivado por mayas en Belice
100	Chinos utilizan flores de crisantemo secas como primer insecticida
85	Se inventa el arado sembrador (China)
40	Se inventa la máquina rotatoria de aventar (China)

Era actual o cristiana: (D.C.)

- 65 Suministro anual de canela utilizada en el funeral de Popea Sabina, esposa del emperador Nerón
- 70 Plinio el Viejo publica *Historia natural* en 37 volúmenes
- 78 Dioscórides publica *De Materia Medica*
- 100 Frijol Sieva, pallar (*Phaseolus lunatus*) domesticado (México)
- 105 T'sai Lun inventa el primer papel verdadero a partir de papel de morera, cáñamo y fibras de desecho
- 190 Galeno extrae jugos de plantas para usos medicinales
- 200 Papa domesticada (Perú y Bolivia)
- 290 Sacerdote Moche enterrado con adornos de oro y plata con forma de maní (Perú)
- 301 Theophrastus describe la caprificación de higos
- 327 Alejandro Magno encuentra plátanos creciendo en el valle del Indo
- 350 Primera referencia griega escrita al trigo
- 350 Primer relato escrito del procesamiento del té
- 410 Alarico el visigodo exige 3000 libras de pimienta para rescatar Roma
- 432 Primer consumo registrado de tabaco (México)
- 450 Whisky elaborado (atribuido a San Patricio)
- 500 Camotes domesticados (Polinesia)
- 590 Epidemia de intoxicación por cornezuelo de centeno golpea Francia
- 593 Té introducido en Japón
- 600 Mayas establecen las primeras plantaciones de cacao conocidas en el norte de Sudamérica
- 620 Grecia aprueba una ley que pide la pena de muerte por robar frutas o maltratar los árboles frutales
- 644 Se inventa un molino de viento para moler granos (Persia)
- 700 La civilización maya alcanza su apogeo
- 700 Achira (*Canna edulis*) domesticada (México)
- 746 Lúpulos añadidos por primera vez a la cerveza (Baviera)
- 750 Polinesios comienzan viajes oceánicos de largo alcance
- 780 Lu Yu publica *Primer té clásico*
- 812 El emperador Carlomagno ordena a las granjas imperiales que cultiven lino y diversas especias
- 850 Primera referencia al uso del café (provincia de Kaffa en Etiopía)

- 857 Intoxicación por cornezuelo de centeno reportada en Alemania
- 900 Llega a Inglaterra el primer envío de especias de las Indias Orientales
- 941 Hongo cornezuelo de centeno mata a 40,000 en Francia
- 1 000 Iroqueses forman comunidades aldeanas y cultivan maíz y frijoles
- 1 096 Comienza la Primera Cruzada
- 1 099 Cruzados plantan caña de azúcar en Tierra Santa
- 1 148 Los cruzados que regresan llevan azúcar a Europa
- 1 150 Apertura de la primera fábrica europea de papel (España)
- 1 191 Té introducido en Japón desde China
- 1 212 Tofu (alimento a base de soya) introducido de China a Japón
- 1 227 Se funda el jardín botánico más antiguo (Ciudad del Vaticano)
- 1 253 Lino fabricado por primera vez en Inglaterra
- 1 300 Arnau de Villanova descubre la destilación de vino a brandy
- 1 328 Primer aserradero construido
- 1 347 La peste Negra mata a un tercio de Europa
- 1 350 Shogun de Japón prohíbe beber té
- 1 391 Se abre la primera fábrica de papel (Nuremberg, Alemania)
- 1 400 Café domesticado (Arabia)
- 1 420 Fermentación de cerveza con levadura es inventada en Alemania
- 1 470 Comienza la Era de las Hierbas
- 1 476 Oca domesticada (Sudamérica)
- 1 492 Colón desembarca en el Nuevo Mundo, creyendo que es la India
- 1 492 Se prohíbe a los judíos servir como traficantes de especias
- 1 493 Colón introduce la uva europea y la caña de azúcar en el Nuevo Mundo.
- 1 493 Colón observa a los indios usar el tabaco como medicina
- 1 497 Romano Pane describe el tabaco y su uso por los indios
- 1 499 Américo Vespucio hace la primera observación escrita del consumo de coca
- 1 500 La población mundial alcanza los 500 millones
- 1 503 Se desarrolla el proceso de refinamiento del azúcar en bruto.
- 1 509 Caña de azúcar cosechada por primera vez en el Nuevo Mundo

- 1 510 Los españoles introducen el girasol en Europa como cultivo oleaginoso
- 1 511 Los portugueses capturan Malaca, centro del comercio de especias de las Indias Orientales
- 1 512 Los portugueses descubren árboles de nuez moscada en las Molucas
- 1 513 Juan Ponce de León introduce naranjos y limoneros en Florida
- 1 514 La piña es introducida en Europa
- 1 516 Índigo es introducido en Europa
- 1 516 Maíz cultivado por primera vez en China
- 1 516 Los españoles introducen el banano en el Nuevo Mundo
- 1 517 Introducción del café en Inglaterra
- 1 519 Fernando de Magallanes zarpa de España en busca de las Islas de las Especias
- 1 519 Hernán Cortés registra el uso del cacao en la corte del emperador Moctezuma
- 1 520 Los españoles traen trigo al Nuevo Mundo
- 1 520 Hernán Cortés introduce el chocolate en Europa
- 1 521 Tenochtitlán, capital del Imperio Azteca, cae en manos de Cortés
- 1 523 Azúcar cultivada por primera vez en Cuba
- 1 523 Anthony Fitzherbert publica *Book of Husbandry*, primer manual agrícola en inglés
- 1 525 Paracelso desarrolla el láudano (opio disuelto en alcohol)
- 1 525 Los portugueses introducen los ajíes en la India
- 1 529 La naranja dulce se introduce en Europa
- 1 532 Imperio Inka cae en manos de Francisco Pizarro
- 1 532 Caña de azúcar cultivada por primera vez en Brasil
- 1 534 Se publica la primera descripción escrita del tomate (Italia)
- 1 536 Gonzalo de Oviedo publica *Historia General y Natural de Las Indias*
- 1 540 Benzoni describe la preparación del cacao
- 1 545 Los españoles introducen el cáñamo en el Nuevo Mundo
- 1 551 William Turner publica *New Herball*
- 1 556 Comienza el cultivo de tabaco en Europa
- 1 556 El Consejo de Indias de España prohíbe la exploración de plantas por parte de extranjeros
- 1 556 André Thevet introduce semillas de tabaco en Europa

- 1 558 Los portugueses introducen la yuca en África
- 1 564 John Hawkins introduce la batata en Inglaterra
- 1 564 Sacerdotes jesuitas introducen la vid europea en California
- 1 565 Naranjas introducidas en Florida
- 1 565 John Hawkins introduce el tabaco de Florida en Inglaterra
- 1 566 Primera sembradora europea patentada
- 1 569 Gerhardus Mercator prepara el primer mapa mundial completo
- 1 580 Prospero Alpino establece que las plantas con flores tienen dos sexos
- 1 582 Cornezuelo de centeno citado como medio para acelerar el parto
- 1 583 Andrea Cesalpino publica *De Plantis*
- 1 585 Llega a Sevilla el primer envío de granos de cacao de Veracruz, México
- 1 587 Miles mueren por envenenamiento por cornezuelo de centeno en estados alemanes
- 1 587 Berenjena introducida en Inglaterra
- 1 590 Hans y Zacharias Janssen inventan el microscopio compuesto
- 1 590 Tomate introducido en Inglaterra
- 1 596 Li Shih-Chen publica el *Catálogo de hierbas medicinales* de 52 volúmenes
- 1 597 John Gerard publica *Herbal or General Historie of Plantes*
- 1 597 Se descubre que el ergotismo es causado por centeno infectado
- 1 600 Los españoles elaboran ron con melaza (Barbados)
- 1 601 La palabra *café* aparece por primera vez en un relato en inglés de los viajes persas de William Parry
- 1 602 La avena es introducida en los EE.UU
- 1 610 Té introducido en Europa por la Compañía Holandesa de las Indias Orientales
- 1 612 John Rolfe planta tabaco caribeño en la colonia de Jamestown en Virginia
- 1 615 Se introduce en Europa pasta de chocolate del Nuevo Mundo
- 1 616 Introducción del café en Europa
- 1 618 Trigo cultivado en Virginia
- 1 621 La papa se siembra en Alemania por primera vez
- 1 621 La papa introducida en América del Norte
- 1 621 Uvas europeas se siembran en la costa Este de EE. UU.

- 1 621 Los colonos de Jamestown construyen el primer molino americano para procesar trigo
- 1 623 Gaspard Bauhin publica *Pinax* una compilación de nombres de plantas de los herbolarios y otras fuentes.
- 1 625 Francis Bacon publica *Of Gardens*, en el que describe el jardín ideal
- 1 629 John Parkinson publica *Paradisi in Sole Paradisus Terrestris*, un libro de jardinería
- 1 630 Se inventa la limonada
- 1 630 Se inventa la salsa de soja Kikkoman
- 1 632 Los jesuitas introducen polvo de quinina en España y Roma
- 1 633 Plátanos vendidos por primera vez en Londres
- 1 635 Jesuitas introducen uvas en California
- 1 635 Luis XIII funda el Jardín des Plantes en París
- 1 635 Los franceses restringen la venta de tabaco a la prescripción médica
- 1 636 Los holandeses se apoderan de Ceilán e imponen cuotas de canela
- 1 640 John Parkinson publica *Theatrum Botanicum*
- 1 641 El zar de Rusia Mijhail Romanov prohíbe la venta y el uso de tabaco
- 1 642 El Papa Urbano VIII prohíbe el tabaco, diciendo que causa alucinaciones y mal comportamiento.
- 1 647 Comienza el cultivo del arroz en las Carolinas
- 1 650 Se abre la primera cafetería en Oxford, Inglaterra
- 1 651 Francisco Hernández publica *Rerum Medicarum Novae Hispaniae Thesaurus...*
- 1 651 Frederich Wilhelm de Prusia ordena el cultivo de papas
- 1 652 Se abren las primeras cafeterías en Londres
- 1 653 Nicholas Culpeper publica *El médico inglés, o Herball*
- 1 655 Robert Hook observa la estructura del corcho; primer uso de "celda"
- 1 657 Se abre la primera chocolatería, llamada Coffee Mill and Tobacco Roll, en Londres
- 1 658 Los holandeses comienzan a cultivar café en Ceilán
- 1 658 Los holandeses expulsan a los portugueses de Ceilán, ganando así el control sobre la canela.
- 1 661 Robert Boyle extrae alcohol metílico

- 1 663 Robert Hooke informa sobre la estructura microscópica de la madera petrificada
- 1 672 John Josselyn publica *New England Rarities Discovered*, un tratado sobre curas a base de hierbas.
- 1 674 Severo brote de ergotismo en Gatinais, Francia
- 1 676 Antoni von Leeuwenhoek descubre microorganismos ("*animaculu*")
- 1 676 Nehemías Grew determina que las plantas superiores se reproducen sexualmente
- 1 676 Compagnie de Limonadiers (vendedores de limonada) fundada en París
- 1 677 London Pharmacopoeia reconoce cinchona, jalapa e ipecacuana
- 1 682 Nehemías Grew describe la función de los estambres y carpelos en *Anatomía de las plantas*
- 1683 Antoni von Leeuwenhoek descubre las bacterias
- 1686 John Ray desarrolla el concepto de especie vegetal en *Historia Plantarum*
- 1688 Dom Pierre Perignon produce champán
- 1694 Rudolph Camerarius distingue las partes florales masculinas y femeninas
- 1695 El arroz se introdujo accidentalmente (naufragio) en EE. UU.
- 1697 El zar Pedro de Rusia permite la venta abierta y el uso de tabaco
- 1712 Cotton Mather publica *Trece cartas sobre historia natural y biología*
- 1716 Cotton Mather observa hibridación en maíz
- 1719 Rem de Reaumer sugiere que el papel se puede fabricar a partir de fibra de madera
- 1720 Café introducido en el Nuevo Mundo
- 1721 El envenenamiento por cornezuelo de centeno previene el ataque de Pedro el Grande al Imperio Otomano
- 1724 Paul Dudley describe la polinización cruzada en el maíz
- 1727 Stephen Hales descubre la presión de la raíz
- 1727 Cafetos plantados en Brasil
- 1729 China prohíbe la importación de opio
- 1730 John Bartram funda el primer jardín botánico de EE.UU cerca de Filadelfia
- 1732 Dubuisson de Francia inventa un molino de mesa para moler granos de cacao

- 1737 Carolus Linnaeus publica *Genera Plantarum*
- 1739 John Bartram experimenta con el cruce de flores
- 1739 La cosecha de papa falla en Irlanda, lo que causa medio millón de muertos
- 1740 La cosecha de avena fracasa en Irlanda
- 1741 Elizabeth Pinckney comienza el cultivo de índigo
- 1742 Pehr Kalm comienza la exploración y recolección de plantas en América del Norte
- 1744 Federico II distribuye patatas gratis a los campesinos prusianos
- 1747 Andreas Margraff descubre el azúcar en la remolacha azucarera
- 1750 Aparecen las coles de Bruselas como "deporte" (Bélgica)
- 1752 Joseph Koelreuter publica sus estudios sobre el sexo en las plantas
- 1753 Carl Linnaeus publica *Species Plantarum*, punto de partida para los nombres científicos
- 1753 Caña de azúcar es cultivada por primera vez en los EE. UU (Luisiana)
- 1753 James Lind descubre que el jugo de limón cura el escorbuto
- 1755 Pierre Poivre pasa de contrabando pimienta y canela a Mauricio
- 1760 Se abre el Real Jardín Botánico de Kew (Inglaterra)
- 1763 Josef Kohlreuter descubre la polinización
- 1765 James Baker y John Harmon establecen una fábrica de chocolate en Massachusetts
- 1765 La papa es el alimento más utilizado en Europa
- 1765 Lazzaro Spallanzani descubre que los alimentos se pueden conservar en botellas herméticas
- 1768 Richard Arkwright inventa una máquina para hilar algodón
- 1768 Lazzaro Spallanzani refuta la teoría de la generación espontánea
- 1769 El religioso Junipero Serra planta uvas, aceitunas, naranjas dulces e higos en California
- 1769 Nace el barón Alexander von Humboldt en Berlín
- 1770 Los holandeses destruyen un año de suministro de nuez moscada y clavo para mantener su alto precio.
- 1770 Albaricoque introducido en California
- 1770 El gobernador Pierre Poivre contrabandea nuez moscada de las Indias E. Holandesas y las planta en Mauricio.
- 1770 Joseph Priestly acuña el término "caucho" para el látex de caucho de Pará

- 1771 Joseph Priestley descubre que las plantas liberan oxígeno
- 1771 Arkwright abre la primera fábrica de hilados en Inglaterra
- 1771 La Faculté de Paris (ahora La Sorbona) declara que la papa no solo es segura para comer, sino también útil
- 1772 Daniel Rutherford descubre la diferencia entre oxígeno y nitrógeno
- 1772 Karl Scheele aísla oxígeno
- 1773 Fiesta del té de Boston
- 1773 East India Company obtiene el monopolio de la producción y venta de opio
- 1773 Richard Arkwright produce la primera tela hecha completamente de algodón
- 1773 Ley del té aprobada por el Parlamento, que permite a East India Co. exportar té a las colonias.
- 1774 Andreas Marggraf demuestra que el azúcar de caña y el azúcar de remolacha son idénticos
- 1775 Federico el Grande prohíbe la importación de café verde a Prusia
- 1775 La Marina Británica reemplaza el brandy francés con ron de las Indias Occidentales como su grog diario
- 1779 Jan Ingenhousz descubre que la luz solar es esencial para la producción de oxígeno en las hojas.
- 1780 John Hannon abre la primera fábrica de chocolate en los EE. UU.
- 1780 James Watt desarrolla un molino de harina a vapor
- 1780 El abad Félix Fontana demuestra que el veneno de curare actúa sobre el músculo voluntario, no sobre el corazón
- 1784 Andrew Meikle inventa la trilladora
- 1784 Richard March inventa la máquina para fabricar cuerdas
- 1784 Karl Scheele descubre el ácido cítrico
- 1785 Cartwright inventa el telar mecánico
- 1785 William Withering publica *Un relato de la dedalera y algunos de sus usos médicos.*
- 1785 Luis XVI promueve el uso de la papa en Francia
- 1786 Remolacha azucarera cultivada en Francia
- 1786 Disturbios del arroz en Edo (Tokio)
- 1787 El teniente William Bligh navega a Tahití en H. M. S. Bounty para recolectar plántulas de fruta del pan
- 1787 Fundación del Jardín Botánico de Calcuta

- 1787 William Curtis comienza a publicar *Botanical Magazine*, la revista más antigua del mundo.
- 1788 Sir James Edward Smith funda Linnean Society (Londres)
- 1789 Johann W. von Goethe sugiere que todas las partes de la planta son hojas modificadas
- 1789 Se abre la primera fábrica de algodón impulsada por vapor (Manchester, Inglaterra)
- 1789 Antoine Laurent de Jussieu publica *Genera Plantarum*
- 1789 El 90 % de los estadounidenses se dedican a la agricultura y la producción de alimentos.
- 1790 Se introducen las piñas en las islas Sandwich
- 1790 El Vaticano abre su propia fábrica de tabaco
- 1790 Johann Wolfgang von Goethe publica su teoría de la naturaleza similar de las hojas y las partes florales.
- 1791 Primera fábrica de algodón en EE. UU. (Rhode Island)
- 1791 Samuel Peel patenta la tela de caucho de la India
- 1792 Robert Thomas publica el primer "Almanaque de la fama"
- 1793 Eli Whitney inventa la desmotadora de algodón
- 1793 Karl Sprengel establece que algunas plantas polinizadas por el viento
- 1793 Franz Achard extrae azúcar de la remolacha azucarera
- 1795 Chalons-sur-Marne desarrolla la esterilización y el embotellado / enlatado de alimentos
- 1795 Marina Británica elimina el escorbuto suministrando a los marineros jugo de limón
- 1795 Joseph Fry de Inglaterra utiliza una máquina de vapor para moler granos de cacao, lo que conduce a una producción a gran escala.
- 1795 El Rey de España otorga a José María Guadalupe de Cuervo licencia para producir vino de mezcal
- 1796 Los británicos toman Ceilán de los holandeses, obteniendo así el control de la canela.
- 1797 Estados Unidos ingresa al comercio mundial de especias mediante la importación de pimienta de Sumatra
- 1798 Nicholas Robert inventa una máquina para fabricar longitudes continuas de papel
- 1798 Thomas Malthus publica *Un ensayo sobre el principio de población*
- 1799 John Ferriar sugiere una correlación entre la digital y la enfermedad cardíaca

- 1800 El yute es domesticado (India)
- 1800 Humboldt y Bonpland observan preparación de curare en Orinoco
- 1800 Remolacha azucarera introducida en EE. UU.
- 1800 Matthew Koops desarrolla papel de fibra vegetal
- 1801 Remolacha azucarera domesticada (Silesia)
- 1802 Franz Achard diseña la primera fábrica de remolacha azucarera
- 1802 Se introduce la soya en Estados Unidos
- 1803 Friedrich Sertürner aísla la morfina del látex de opio crudo
- 1803 Andrew Duncan aísla cinconina de *Cinchona sp.*
- 1804 Se funda la Royal Horticultural Society de Inglaterra
- 1804 La población mundial alcanza los mil millones
- 1805 J.-M. Jacquard inventa el telar mecánico
- 1806 Fracaso parcial de la cosecha de papas en Irlanda
- 1806 Napoleón Bonaparte ofrece un premio de 100.000 francos por crear azúcar a partir de una planta autóctona
- 1808 Joseph-Louis Proust identifica glucosa, fructosa y sacarosa en jugos de plantas
- 1808 John Stearns demuestra la eficacia de los extractos de cornezuelo de centeno durante el parto
- 1809 Louis Vaquelin aísla atropina
- 1809 J. B. Lamarck sugiere que los órganos mejoran con el uso y los rasgos adquiridos se heredan
- 1809 Louis Vauquelin identifica la nicotianina como principio activo en el tabaco
- 1810 J. L. Gay-Lussac descubre que el azúcar se descompone en alcohol y dióxido de carbono
- 1811 Napoleón decreta que se cultive remolacha azucarera en Francia y que se construyan fábricas de procesamiento
- 1812 James Mease publica la primera receta para ponerse al día con el tomate
- 1812 Gottlieb Lorchoff demuestra que el almidón se descompone en glucosa.
- 1813 Augustin de Candolle acuña *taxonomía*, para la ciencia de la clasificación de organismos.
- 1814 John Lunan introduce el término *pomelo* en su *Hortus Jamaicensis*

- 1815 J. B. Lamarck, naturalista francés, introduce un concepto moderno de especie
- 1817 Robiquet aísla narcotina
- 1817 P.-J. Pelletier y Magendie aíslan emetina
- 1818 P.-J. Pelletier y J. Caventou extraen un pigmento verde y lo llaman *clorofila*.
- 1818 P.-J. Pelletier y J. Caventou aíslan estricnina
- 1818 Johann Siegert formula *amargo de Angostura*
- 1819 El gobierno de EE.UU ordena a sus diplomáticos extranjeros que envíen a casa semillas de plantas útiles
- 1819 François-Louis Cailier produce el primer chocolate para comer disponible comercialmente
- 1819 P.-J. Pelletier y J. Caventou aíslan brucina
- 1819 Oersted aísla la piperina
- 1819 François Louis Callier abre la primera fábrica de chocolate suizo
- 1820 P.-J. Pelletier y J. Caventou aíslan colchicina y quinina
- 1821 Runge aísla la cafeína del café
- 1820 Se publica la Farmacopea de los EE. UU.
- 1820 Thomas Hancock inventa el masticador de goma
- 1823 Royal Horticultural Society envía a David Douglas para recolectar árboles frutales en América del Norte
- 1824 La Marina Británica distribuye Cocoa Issue (bloque de chocolate de 1 oz) a los marineros
- 1,825 Comienza el cultivo de café en Hawai
- 1,826 Otto Unverdorben desarrolla tinte índigo destilado (anilina)
- 1,827 Salicina aislada de corteza de sauce
- 1,827 Heinrich Merck comienza la producción comercial de morfina
- 1,828 Coenrad van Houten desarrolla un proceso para eliminar la grasa de los granos de cacao
- 1,829 Sylvester Graham desarrolla el Graham Cracker
- 1,830 Robert Brown descubre el núcleo celular mientras trabaja en orquídeas
- 1,831 Robiquet y Colin aíslan el rojo alizarina de Madder
- 1,832 Charles Darwin comienza su viaje en H. M. S. Beagle
- 1,832 Pierre Robiquet aísla codeína
- 1,832 Aeneas Coffey inventa el destilador de alcohol
- 1,833 Se introduce el aguacate en Florida

- 1,833 Payen y Persoz aíslan la primera enzima: amilasa de una solución de malta
- 1834 Anselme Payen extrae celulosa de la madera y le da su nombre
- 1835 Thiboumery aísla tebaína
- 1836 Asa Gray publica *Elements of Botany*, primer libro de texto de botánica estadounidense
- 1836 Theodor Schwann demuestra la fermentación del azúcar como resultado de la actividad de la levadura
- 1836 Charles Cagniard de la Tour observa el crecimiento de levadura durante la fermentación
- 1838 Schleiden y Schwann desarrollan la teoría celular
- 1839 Charles Goodyear desarrolla caucho vulcanizado
- 1839 Comienzan las guerras del opio en China
- 1839 Jan Purkinje acuña el término *protoplasma*.
- 1839 Té de Assam subastado en Londres
- 1840 Friedrich Keller fabrica el primer papel íntegramente de madera
- 1840 Jean-Baptise-Joseph Dieudonne demuestra que las plantas obtienen nitrógeno de los nitratos del suelo
- 1840 J. Schweppes Co. desarrolla agua tónica
- 1841 William Jackson Hooker se convierte en el primer director oficial de los jardines botánicos de Kew.
- 1842 Los ingleses desarrollan los primeros fertilizantes químicos
- 1843 Los franciscanos introducen la almendra en California
- 1844 F. Keller inventa el papel de pulpa de madera
- 1844 John Mercer inventa un proceso que mejora la durabilidad y el brillo del algodón
- 1845 J. Heilman inventa la máquina para peinar algodón
- 1845 El tizón tardío de la papa causa hambruna en Irlanda y Europa
- 1846 Elias Howe inventa la máquina de coser
- 1846 Christian Schonbein descubre la solubilidad de la celulosa del algodón
- 1846 H. von Mohl describe el protoplasma
- 1846 Figuier y Purmarède inventan el papel pergamino a base de vegetales
- 1846 Charles Hancock inventa el caucho esponjoso
- 1847 Se abre al público el Museo de Botánica Económica de Sir William Hooker en Kew Gardens

- 1847 Herbert informa que el cruce de algunas plantas produce descendencia fértil, pero otras estériles.
- 1848 Heinrich Merck aísla papaverina
- 1848 El explorador Richard Spruce se entrena en botánica tropical en Kew
- 1849 William Lobb recolecta plantas de potencial hortícola en la costa del Pacífico de América del Norte
- 1850 Claude Bernard descubre que el curare bloquea los impulsos nerviosos al tejido muscular
- 1850 John Heath inventa el aglutinante de granos
- 1850 Sorgo introducido en EE. UU. Procedente de África
- 1850 Marihuana incluida en la Farmacopea de EE. UU.
- 1850 Milo o Kaffir-corn introducido en EE. UU.
- 1850 Deliciosa manzana roja encontrada en Iowa
- 1850 Primer cable transatlántico, protegido por gutapercha, tendido entre Dover, Inglaterra y Calais, Francia
- 1852 Ephraim Bull desarrolla la uva Concord, un cruce entre uvas europeas y catawba
- 1853 El chef George Crum desarrolla la papa frita
- 1854 John Polson desarrolla harina de maíz
- 1856 John Daughlish desarrolla pan aireado
- 1856 Louis Pasteur descubre el proceso ahora llamado pasteurización
- 1857 Louis Pasteur publica *Mémoire sur la fermentation appelee lactique*
- 1858 Remak y Virchow desarrollan la teoría de que las células surgen de divisiones de células preexistentes.
- 1858 Cultivos de macis y nuez moscada plantados en Granada
- 1858 J. Schweppes patenta el agua tónica de quinina
- 1858 Charles Darwin lee un artículo sobre la domesticación de plantas y animales ante la Linnean Society
- 1859 Charles Darwin publica *El origen de las especies por medio de la selección natural*
- 1859 Franz Knop y Julius von Sachs establecen que las plantas pueden crecer en soluciones nutritivas (hidroponía)
- 1859 Karl von Scherzer aísla cocaína de hojas de coca
- 1860 Richard Spruce y Robert Cross envían semillas de quina de América del Sur a Inglaterra
- 1860 Louis Pasteur publica *Mémoire sur la fermentation alcoolique*

- 1860 Frederich Walton inventa el linóleo
- 1860 Charles Baudelaire publica *Les Paradis Artificiels...*
- 1860 Henry Shaw abre un jardín en St. Louis; se convertiría en el Jardín Botánico de Missouri
- 1860 Richard Spruce envía plantas y semillas de Cinchona desde Ecuador a Londres
- 1861 Louis Pasteur publica *Mémoire sur les corpuscles organisés qui existent dans l'atmosphère*
- 1861 Robert Cross trae 637 cajas de cinchona a Londres desde Ecuador
- 1862 Julius von Sachs establece que el almidón es un producto de la fotosíntesis.
- 1862 Ebenezer Stevens inventa la máquina para hacer pan
- 1862 Charles Darwin publica *Sobre las diversas aportaciones mediante las cuales... las orquídeas se fertilizan...*
- 1862 Se establece el Departamento de Agricultura de los Estados Unidos
- 1863 El piojo de la raíz (*Phylloxera vasatrix*) ataca los viñedos europeos
- 1863 El emperador Luis Napoleón le pide a Pasteur que estudie las enfermedades del vino
- 1863 Pasteur descubre que el calor mata las bacterias
- 1864 Pasteur muestra que el organismo que causa la fermentación no se genera espontáneamente
- 1864 Jobst y Hesse aíslan la fisostigmina del frijol calabar (*Physostigma venenosum*)
- 1865 Gregor Mendel publica *Experimentos de hibridación de plantas*
- 1865 Charles Ledger de Inglaterra saca de contrabando cinchona de Bolivia
- 1866 Richard y George Cadbury venden cacao puro en Gran Bretaña
- 1866 Louis Pasteur publica *Etudes sur le Vin*, sobre las enfermedades del vino
- 1867 Se demuestra que la atropina bloquea los efectos de la estimulación del nervio vago
- 1867 Gran Bretaña introduce el té en Ceilán
- 1868 Charles Darwin publica *La variación de animales y plantas bajo domesticación*
- 1868 La herencia de James Arnold financia el establecimiento del Arnold Arboretum de la Universidad de Harvard.

- 1869 Schneider descubre la naranja navel en Brasil
- 1869 Digitoxina aislada de la planta dedalera
- 1869 Charles Fleishmann funda la industria de producción de levadura en EE. UU.
- 1869 Thomas Welch pasteuriza jugo de uva Concord para hacer vino sacramental sin fermentar
- 1870 Thomas Adams desarrolla chicle a base de chicle
- 1870 Friederich Miescher descubre el ADN
- 1870 Manzana MacIntosh propagada
- 1870 Primera fabricación de pasta de papel de madera molida (Alemania)
- 1872 Papiro de Ebers (1500 a.C.) descubierto en Tebas
- 1872 Caucho de Pará (Hevea brasiliensis) domesticado (América del Sur)
- 1872 Carl Ekman desarrolla el procesamiento al sulfito de pulpa de madera
- 1872 Luther Burbank desarrolla la papa Burbank
- 1873 Asa T. Soule de Rochester, NY inventa el amargo de lúpulo, el medicamento patentado de mayor éxito.
- 1874 Los menonitas introducen el trigo rojo de Turquía en EE. UU.
- 1875 Pilocarpina aislada de hoja de jaborandi
- 1875 Eugen Langen inventa el terrón de azúcar
- 1875 Bing cherry (cereza) desarrollado en Oregon
- 1875 Se inventa una máquina que quita los granos de maíz de las mazorcas
- 1875 Henry Wickham entrega semillas de caucho de Pará desde Brasil al Real Jardín Botánico de Kew
- 1,875 Se establece la primera estación experimental agrícola en los EE. UU. (Connecticut)
- 1,876 Charles Darwin publica *Los efectos de la cruza y la autofecundación...*
- 1,876 Henry J. Heinz desarrolla salsa de tomate
- 1,876 Daniel Peter y Henri Nestlé crean chocolate con leche
- 1,876 Eduard Strasburger describe la mitosis en plantas
- 1876 La filoxera destruye más de 1 millón de acres de viñedos franceses
- 1877 Wilhelm Pfeffer descubre la ósmosis
- 1877 John Harvey Kellogg desarrolla un cereal que llama Granula.

- 1879 John Appleby inventa el aglutinante de granos
- 1879 P.M.A. Millardet desarrolla una mezcla de Burdeos para proteger las uvas de los hongos
- 1879 Constantine Fahlberg e Ira Remsen inventan la sacarina
- 1879 Thomas Edison prueba con éxito el filamento de bambú carbonizado en una bombilla incandescente
- 1879 Daniel Peter desarrolla la primera barra de chocolate con leche
- 1880 La remolacha azucarera se cultiva comercialmente por primera vez en los EE. UU.
- 1880 Rodolfe Lindt inventa la máquina conche para procesar granos de cacao
- 1880 Las frutas enlatadas están disponibles comercialmente
- 1881 James Logan desarrolla loganberry, un híbrido de frambuesa y mora
- 1882 A. P. De Candolle publica "L'Origine des Plantes Cultivees"
- 1883 Edouard J. L.-M. von Beneden descubre la meiosis
- 1883 James Buchanan Duke comienza a fabricar cigarrillos fabricados a máquina
- 1884 William S. Halsted descubre la propiedad anestésica de la cocaína
- 1884 Carl Dahl inventa la pulpa de sulfato (Kraft)
- 1885 John S. Pemberton comercializa Coca Cola
- 1886 R. S. Lazenby desarrolla Dr. Pepper
- 1886 Comercialización de la cerveza de raíz Hires
- 1887 Nagai Nagayoshi aísla efedrina de mahuang (Ephedra sinica)
- 1888 Heinrich von Waldeyer-Hartz descubre los cromosomas y usa el término mónadas para ellos
- 1888 Angus Campbell inventa el recolector de algodón
- 1889 Se funda el Departamento de Agricultura de los Estados Unidos.
- 1899 Fundación de la United Fruit Company
- 1890 John H. Kellogg desarrolla mantequilla de maní para sus pacientes desdentados
- 1891 W. Rimpan describe híbridos espontáneos y fértiles de trigo x centeno
- 1893 Henry Perky desarrolla trigo triturado
- 1893 O. Hesse desarrolla heroína a partir de morfina y anhídrido acético
- 1893 Luther Burbank publica "Nuevas creaciones en frutas y flores"

- 1894 W. A. Burpee presenta la lechuga *iceberg*
- 1895 John Harshberger acuña el término *etnobotánica*
- 1895 John y Will Kellogg desarrollan cereal en copos de trigo
- 1896 Arthur Heffter aísla la mescalina del cactus peyote
- 1896 Introducción de la piña en Hawai
- 1896 George Washington Carver comienza sus estudios de productos hechos con maní
- 1896 Fundación del Jardín Botánico de Nueva York
- 1897 Felix Hoffmann de Bayer sintetiza una forma estable de ácido acetilsalicílico
- 1898 Richard Willstatter determina la estructura de la atropina y la cocaína
- 1898 Bayer introduce la heroína como antitusivo
- 1899 Hermann Dreser y Felix Hoffmann desarrollan aspirina
- 1899 El gorgojo mexicano, un escarabajo, ingresa a los EE. UU.
- 1900 Fundación de la United Fruit Company
- 1900 Se desarrolla la anestesia espinal con cocaína.
- 1900 Beitter aísla alcaloides del khat
- 1900 Milton Hershey abre una fábrica para producir barras de chocolate
- 1900 H. de Vries, C. E. Correns y E. Tschermak von Seysenegg redescubren las leyes de Mendel
- 1900 David Wesson comercializa el primer aceite de semilla de algodón comestible
- 1901 Hugo De Vries acuña el término "mutación"
- 1901 Gerrit Grijns descubre que el beriberi es causado por el arroz pulido y pobre en nutrientes
- 1901 Ludwig Roselius desarrolla café sin cafeína al 97%
- 1901 Satori Kato desarrolla café soluble
- 1902 Nagai Nagayoshi de Japón aísla rotenona de *Derris elliptica*
- 1902 James Dole funda Hawaiian Pineapple Co.
- 1903 Walter Sutton muestra que los cromosomas llevan material hereditario
- 1903 Ludwig Roselius presenta Sanka Coffee, café descafeinado
- 1905 A. E. Douglass desarrolla una técnica de datación de anillos de árboles
- 1905 Heinrich Braun introduce la novocaína en el uso clínico

- 1906 William Bateson acuña la palabra *genética* para la nueva ciencia
- 1907 Fundación de la Asociación Estadounidense de Comercio de Especias
- 1908 MSG (glutamato monosódico) aislado de algas
- 1908 Henry Wickham publica *Sobre la plantación, cultivo y curado del caucho indio de Pará*
- 1909 Pictet y Gams sintetizan papaverina
- 1909 Wilhelm Johannsen acuña "gen", "genotipo" y "fenotipo"
- 1909 Aaron Levene descubre el ARN
- 1909 Sir Thomas Lipton comienza a mezclar y empaquetar hojas de té.
- 1909 George Washington desarrolla polvo de café soluble
- 1910 Thomas Hunt Morgan descubre genes específicos que se encuentran en cromosomas específicos
- 1910 U. S. D. A. establece su Centro de Investigación Agrícola en Beltsville, MD
- 1911 A. H. Sturtevant produce el primer mapa cromosómico
- 1911 Procter Gamble presenta Crisco, la primera manteca vegetal sólida
- 1911 Henry Ginaca inventa la máquina procesadora de piña
- 1911 El químico polaco Casimir Funk descubre las *vitaminas*, un extracto de cáscara de arroz, que cura el beriberi
- 1911 Kudzu (*Pueraria phaseoloides*) se introduce desde Japón para el control de la erosión y el forraje.
- 1912 J. Suzuki, T. Shimamura y S. Ohdake extraen una sustancia anti-beriberi de las cáscaras de arroz
- 1912 Casimir Funk acuña el término *vitamina*
- 1913 Richard Willstatter determina la estructura de la clorofila
- 1914 Chaim Weizmann usa una bacteria para fermentar azúcares para producir acetona, butanol y etanol
- 1915 Prohibición de la absenta con ajeno
- 1916 Quaker Oats desarrolla avena instantánea
- 1917 Donald Jones desarrolla maíz híbrido de doble cruzamiento
- 1918 Brasil prohíbe la exportación de semillas de caucho de Pará
- 1920 K. Spiro y A. Stoll extraen ergotamina
- 1920 Joseph Krieger inventa la bolsita de té
- 1920 Rudolf Boysen desarrolla el boysenberry (blackberry x raspberry x loganberry)

- 1920 George Washington Carver testimonia ante el Congreso de los Estados Unidos sobre los usos del maní
- 1921 Thomas Hunt Morgan desarrolla la teoría de la herencia cromosómica
- 1921 Se produce una forma "nobilizada" de caña de azúcar (Java)
- 1921 E. M. East y G. M. Shull producen maíz híbrido
- 1924 Se introducen los *wheaties* en el mercado de EE. UU.
- 1925 Robert Robinson sintetiza morfina
- 1925 Se inventa la máquina peladora de patatas automática
- 1926 N. I. Vavilov publica "Centros de origen de plantas cultivadas"
- 1926 Henry Wallace funda Pioneer Hi-bred International
- 1926 Se dispone de semillas híbridas de maíz
- 1926 H. J. Mueller descubre que los rayos X inducen mutaciones genéticas
- 1926 Intoxicación por cornezuelo de centeno en la U. R. S. S.
- 1927 La población mundial alcanza los 2000 millones
- 1927 Thomas Edison, Henry Ford y Harvey Firestone crean la Fundación de Investigación Botánica Edison
- 1928 Sir Alexander Fleming descubre que las esporas de *Penicillium* matan ciertas bacterias
- 1928 Albert Szent-Györgyi aísla la vitamina C del pimiento pimentón
- 1928 Adolf Otto Reinhold Windaus informa sobre la estructura química de la digitoxina
- 1928 Henry Ford establece Fordlandia, una plantación de caucho de 2,5 millones de acres en América del Sur.
- 1929 A. Harden y H. von Euler-Chelpin ganan el Premio Nobel por su trabajo sobre la fermentación del azúcar
- 1929 Wonder Bread (Continental Bakery) presenta el pan de molde
- 1929 American Maize Products desarrolla el primer maíz modificado genéticamente
- 1929 General Foods desarrolla Minute Rice, arroz instantáneo
- 1929 R. T. French desarrolla puré de papas instantáneo
- 1930 Congreso de los Estados Unidos aprueba la Ley de Patentes de Plantas
- 1930 Castetter establece un programa de maestría en etnobotánica en la Univ. de Nuevo México
- 1930 Sydney Smith aísla digoxina de *Digitalis lanata*
- 1931 Louis Lewin publica "Phantastica..."

- 1931 Se descubre la primera hormona vegetal (ácido indol acético)
- 1932 Charles King aísla la vitamina C (ácido ascórbico) del jugo de limón
- 1933 Se introduce el maíz *Golden Cross Bantam*, primer híbrido ampliamente plantado
- 1933 Sanforización, una técnica para reducir el encogimiento de las fibras de algodón, desarrollada por Sanford L. Cluett
- 1934 J. P. Lent aísla cumarina del trébol estropeado
- 1934 Philip White y Roger Gautheret obtienen cultivo de tejidos vegetales para sobrevivir
- 1935 Ergonovina probada eficaz en obstetricia
- 1935 Las opiniones "científicas" de Trofim Lysenko se convierten en la política oficial soviética.
- 1935 Rudolph Hass patenta su cultivo de aguacate
- 1936 Andrei Belozersky aísla ADN puro
- 1936 Tadeusz Reichstein aísla cortisona
- 1937 Pierre Givaudon descubre que la colchicina induce la duplicación de cromosomas
- 1937 Albert Szent-Györgyi recibe el Premio Nobel de Química por el descubrimiento de la vitamina C
- 1938 Arthur Stoll y Albert Hofman sintetizan LSD (dietilamida del ácido lisérgico)
- 1938 Nestlé Co. desarrolla café instantáneo (Suiza)
- 1938 Richard Gill descubre el curare elaborado con *Chondrodendron tomentosum*
- 1940 T. D. Lysenko se convierte en Director del Instituto de Genética de la Unión Soviética
- 1940 N. I. Vavilov arrestado por el gobierno soviético difamado como espía británico
- 1941 George Beadle y Edward Tatum desarrollan la hipótesis de "un gen, una enzima"
- 1941 Roya del tallo devasta la cosecha de trigo en México
- 1942 R. E. Marker sintetiza hormonas sexuales humanas a partir de ñame (*Dioscorea* sp) japonés
- 1942 El presidente Franklin D. Roosevelt declara que "la guerra moderna no se puede ganar sin goma"
- 1943 N. I. Vavilov muere en un campo de trabajo soviético
- 1943 Albert Hofmann descubre el LSD, un poderoso alucinógeno

- 1943 La Fundación Rockefeller y el gobierno mexicano fundan el CIMYT
- 1944 Avery, McCarty y McLeod identifican el ADN como base molecular de la herencia
- 1945 2, 4-D introducido para uso general
- 1945 Se funda en Roma la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO)
- 1945 Samuel Salmon descubre la variedad de trigo semienano (Norin 10)
- 1945 Universidad de California desarrolla fresas de larga temporada
- 1946 La harina de maíz leudante o fermentada se comercializa por primera vez en EE. UU.
- 1946 Dutcher aísla d-tubocurarina
- 1947 Se introduce el gen Norin 10 en el trigo norteamericano
- 1947 Karl Link desarrolla warfarina a partir de un anticoagulante en el trébol dulce
- 1948 Liberty Hyde Bailey acuña el término *cultivar*
- 1949 Robert Boyer patenta fibras de proteína vegetal derivadas de la soya
- 1950 Barbara McClintock publica *Origen y comportamiento de los loci mutables en el maíz*
- 1950 Hoagland y Arnon desarrollan una mezcla equilibrada de once sales nutricionales
- 1950 Se introduce el ciclamato
- 1950 General Mills presenta *Minute Rice*
- 1950 Se establece la Fundación Nacional de Ciencias
- 1951 J. Watson, F. Crick y M. Wilkins proponen la estructura del ADN
- 1952 Emil Schletter aísla la reserpina de la raíz de la serpiente india
- 1953 James Watson y Francis Crick publican "Estructura molecular de los ácidos nucleicos"
- 1954 Nathan Kline desarrolla reserpina (antidepresivo)
- 1954 Roya del tallo del trigo destruye el 75% de la cosecha de trigo duro
- 1954 Ernest Sears demuestra que los cromosomas del trigo se pueden sustituir
- 1955 Huracán Janet destruye el 75% de los árboles de nuez moscada de Granada (alrededor del 40% de la cosecha mundial)
- 1955 Severo Ochoa sintetiza ARN

- 1955 James Schletter desarrolla aspartame, un edulcorante artificial
- 1956 Se comercializa semilla híbrida de sorgo
- 1956 Arthur Kornberg sintetiza ADN
- 1957 Se aísla giberelinas (hormonas de crecimiento vegetal)
- 1957 Se descubre que los alcaloides de la vinca del bigaro son eficaces contra la leucemia
- 1957 Eli Lilly lanza Darvon, una alternativa a la codeína
- 1958 Kiwi domesticado
- 1958 Robert Noble y Charles Beer aíslan la vinblastina, uno de los alcaloides de la vinca, del bigaro
- 1958 Congreso de EE.UU. requiere el enriquecimiento del arroz
- 1958 Se presenta Sweet 'n Low, sacarina edulcorante sintética
- 1958 Masa de células cultivadas da lugar a plantas completas
- 1958 George Beadle y Edward Tatum ganan el Premio Nobel por el trabajo de una enzima de un gen
- 1959 Se funda el Laboratorio Nacional de Almacenamiento de Semillas en Fort Collins, CO
- 1959 Fundación de la Sociedad de Botánica Económica
- 1960 Georges Morel clona células cultivadas
- 1960 La FDA aprueba Enovid para el control de la natalidad
- 1960 La población mundial alcanza los 3 mil millones
- 1961 J. A. Wilson y W. M. Ross desarrollan trigo citoplásmico-masculino-estéril estable
- 1961 Melvin Calvin gana el Premio Nobel de Química por su trabajo sobre la fotosíntesis
- 1962 James Watson y Francis Crick ganan el Premio Nobel de Medicina por su trabajo en ADN
- 1962 Se abre el Instituto Internacional de Investigación del Arroz (IRRI) en Filipinas
- 1962 Coby Lorenzen, Jr. inventa la cosechadora de tomates
- 1962 Rachel Carson publica *Primavera silenciosa*
- 1964 Edwin Mertz desarrolla maíz con alto contenido de lisina
- 1964 El gen opaco-2 mutante aumenta el contenido de lisina y triptófano del maíz
- 1964 El IRRI comienza la "Revolución Verde" con nuevas variedades de arroz de alto rendimiento
- 1965 T. D. Lysenko despedido como Director del Instituto Soviético de Genética

- 1965 V. Vasil y A. G. Hildebrant regeneran una planta de tabaco completa a partir de células individuales
- 1967 Raphael Mechoulam de Israel sintetiza tetrahidrocannabinol
- 1966 El Instituto Internacional de Investigación sobre el Arroz lanza el IR8 "arroz milagroso"
- 1966 Michael Sporn y sus colaboradores informan sobre aflatoxinas altamente tóxicas en el maní
- 1967 A. E. Porsild y Charles Arington germinan semillas de lupino de 10,000 años
- 1967 Clinton Corn Processing Co. presenta el jarabe de maíz con alto contenido de fructosa
- 1968 W. Gaud, director del Programa de Ayuda Exterior de los Estados Unidos, acuña la frase "revolución verde"
- 1970 Norman Borlaug recibe el Premio Nobel de la Paz por el desarrollo del trigo enano
- 1970 Varones estériles cepas de maíz afectadas por el tizón de la hoja austral
- 1970 La roya golpea los cultivos de café brasileños causando una pérdida de \$ 3 mil millones
- 1970 Se comercializa la semilla híbrida de cebada
- 1971 Fundación del Centro Internacional de la Papa (CIP) en el Perú
- 1971 Canadiense Int. La Agencia de Desarrollo investiga el triticale como alimento para humanos
- 1972 Arroz silvestre domesticado (*Zizania aquatica*)
- 1972 El hongo sigatoka negro ataca los bananos centroamericanos
- 1973 Se desarrollan cepas de sorgo con alto contenido de lisina
- 1973 Herbert Boyer y Stanley Cohen crean la técnica de ADN recombinante
- 1973 Stanley Cohen y Herbert Boyer recombinan y duplican el ADN de dos especies
- 1974 Se comercializa semilla híbrida de trigo
- 1975 Se descubren las endorfinas (hormonas similares a la morfina de origen natural)
- 1975 La población mundial alcanza los 4 mil millones
- 1975 Schell y Van Montagu descubren que en las agallas de *Agrobacterium* existen genes transferibles llamados plásmidos
- 1975 Se funda Seed Savers Exchange
- 1976 Se desarrolla JMAF (jarabe de maíz con alto contenido de fructosa)

- 1976 Herbert Boyer y Robert Swanson fundan Genentech, la primera empresa de ingeniería genética
- 1979 Raphael Guzman descubre el teosinte perenne (México)
- 1980 Coca Cola cambia de azúcar a edulcorantes de maíz con alto contenido de fructosa
- 1981 Liza Hohenschutz y col. aislan castanospermina, útil en el tratamiento del VIH, del castaño de la bahía de Moreton
- 1981 Whitely y Schnepf encuentran un gen en *Bacillus thurgensis* que mata insectos
- 1982 Horst Binding y Jonathan Gressel desarrollan la fusión de protoplastos
- 1983 Barbara McClintock recibe el premio Nobel por el descubrimiento de "genes saltarines"
- 1983 N. Murai inserta proteína de una planta de frijol en un girasol
- 1983 Plásmido bacteriano funcional transferido a una célula vegetal.
- 1983 Murray & Szostak construyen el primer cromosoma artificial
- 1985 T. Fujimara regenera protoplastos de arroz
- 1986 U. S. D. A. aprueba la irradiación de frutas y hortalizas
- 1986 U. S. D. A. aprueba pruebas de campo de tabaco de alto rendimiento modificado genéticamente
- 1986 La población mundial alcanza los 5 mil millones
- 1987 Papas genéticamente diseñadas y resistentes a las heladas probadas en el campo en California
- 1987 Tabaco genéticamente modificado con tolerancia a herbicidas, gen probado en el campo
- 1988 Carol Rhodes inserta un gen extraño en el maíz
- 1988 Monsanto Corporation prueba en campo semillas de tomate resistente al Roundup
- 1988 James Anderson descubre que el salvado de avena reduce los niveles de colesterol
- 1989 Taxol, del tejo del Pacífico, eficaz en el tratamiento del cáncer de mama humano
- 1991 Venta de salsa en los EE.UU supera a la de ketchup.
- 1992 192 países firman el Convenio sobre la Diversidad Biológica
- 1994 La Administración de Alimentos y Medicamentos aprueba la venta de tomate modificado genéticamente "Flavr Savr"
- 1994 Sale a la venta el primer alimento transgénico en California e Illinois

- 1995 Monsanto presenta la papa Newleaf, modificada genéticamente para matar el escarabajo de la papa
- 1995 La Agencia de Protección Ambiental aprueba la comercialización de maíz transgénico
- 1996 California aprueba la Proposición 215, legalizando así el uso medicinal de la marihuana
- 1997 John Pezzato descubre las propiedades anticancerígenas del resveratol en uvas y otras frutas
- 1998 Delta y Pine Land Co. y U. S. D. A. patenta "gen terminador"
- 1999 El Instituto de Medicina pide ensayos clínicos de marihuana medicinal
- 1999 Dupont adquiere Pioneer Hi-Bred, la empresa de semillas de maíz más grande del mundo
- 1999 La Administración de Drogas y Alimentos aprueba el uso de "Olestra" en alimentos procesados
- 1999 La población mundial alcanza los 6 mil millones
- 1999 Monsanto lanza *semillas terminator*
- 2000 Genoma humano decodificado
- 2000 Royal Botanic Garden, Kew establece Millenium Seed Bank en Ardingly, Inglaterra
- 2001 Syngenta y Myriad Genetics decodifican el genoma del arroz
- 2003 El Congreso de los EE.UU cambia el nombre de las papas fritas a la de papas fritas de la libertad
- 2004 La FDA prohíbe la efedra: primera prohibición de un suplemento dietético
- 2005 El gobierno suizo permite una producción limitada de ajenojo o absenta
- 2005 Se mapeó la secuencia completa del genoma del arroz (37,544 genes)
- 2007 Se establece la bóveda global de semillas en la isla noruega de Svalbard
- 2007 Investigadores franceses e italianos mapean el genoma de la uva pinot noir (alrededor de 30,000 genes)
- 2008 California prohíbe el uso de khat (*Catha edulis*)
- 2009 El Departamento de Energía de los Estados Unidos publica el genoma del sorgo
- 2009 Air New Zealand realiza una prueba de combustible para aviones elaborado parcialmente a partir de aceite de *Jatropha*
- 2009 Keerti Rathore de Texas A y M Univ descubren cómo inactivar el gen gopipol en el algodón

- 2010 USDA, IBM y Mars Candy Co. completan la secuencia preliminar del gen del cacao
- 2010 Decodificación del genoma de la manzana; 57,000 genes identificados
- 2010 La Corte Suprema de EE.UU levanta la prohibición de la alfalfa transgénica
- 2010 La primera evidencia de elaboración de vino (hace 6,100 años) encontrada en una cueva armenia
- 2011 Decodificación del genoma de la papa; 39,000 genes
- 2011 EE. UU. Aprueba el cultivo de remolacha azucarera transgénica
- 2011 EE. UU. Aprueba Enogen, maíz transgénico para su uso en la producción de etanol
- 2012 Decodificación del genoma del tomate; 31,760 genes
- 2014 El genoma humano ahora se estima en 19,000 genes
- 2016 United Airlines comienza a utilizar un biocombustible elaborado a partir de piensos, aceites naturales y desechos agrícolas
- 2021 La población mundial alcanza los 7,8 mil millones

CAPÍTULO II

FUNDAMENTOS TEÓRICOS DE LOS ASPECTOS RELACIONADOS CON LA EVOLUCIÓN Y DOMESTICACIÓN DE LAS PLANTAS CULTIVADAS

La historia de las transformaciones de la forma y función de las plantas domesticadas se desarrolló a lo largo de los últimos 10,000 a 13,000 años, ofreciendo una vista panorámica de las fuerzas naturales entrelazadas con la fuerza creativa del hombre (Figura 1). Por aproximadamente 10,000 años, los seres humanos han modificado los rasgos de las plantas y animales, dando lugar a centenares de miles de razas domesticadas que hoy forman la base del suministro alimenticio del mundo. Las razas modernas que en la actualidad se conocen son descendientes de las especies silvestres de las cuales estos han derivado. El proceso de domesticación por las que las especies ancestrales han atravesado cambió dramáticamente su performance y su arquitectura genética a través del proceso de hibridación y selección, originalmente descrito por Charles Darwin (1859).

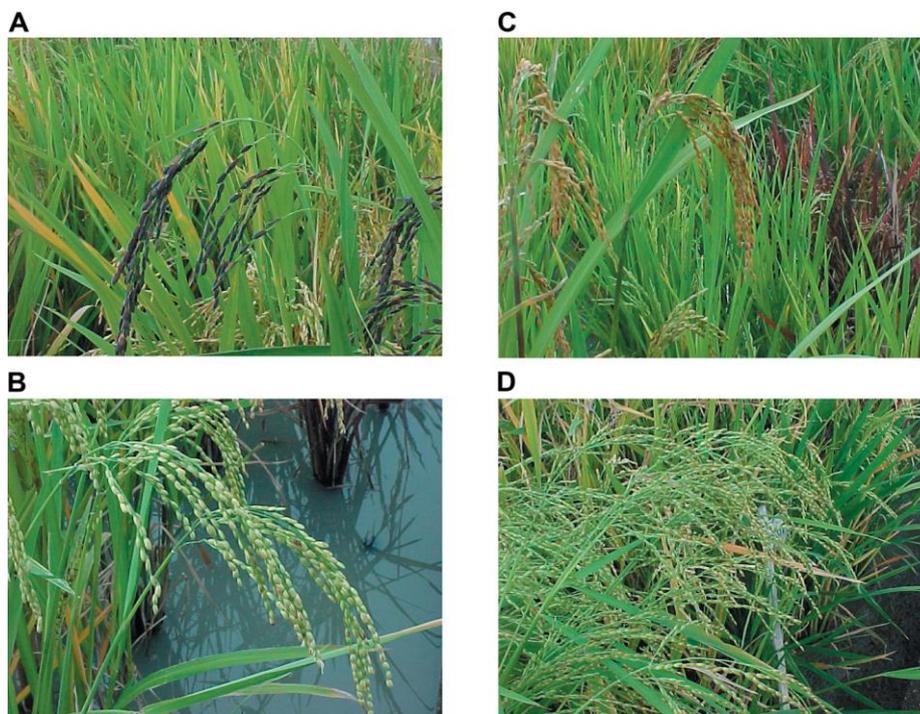


Figura 1. Diversidad de arroces ancestrales A. largos, granos de arroz delgados con cáscaras púrpuras. B. granos de arroz redondeados, con cáscaras blancas. C. Panículas de arroz de cáscara de oro (primer plano) y arroz de hojas púrpuras (segundo plano). D. arroz asilvestrado, alto con hojas pálidas y cáscara plateada.

A pesar de los bajos rendimientos y pobre calidad nutricional de la mayoría de los ancestros silvestres y variedades primitivas cultivadas, estas fuentes antiguas de variación genética continúan proveyendo los básicos bloques constructivos con las cuales todas las variedades modernas son construidas. Los mejoradores han descubierto que los genes

escondidos en estos ancestros de poca productividad pueden realzar la función de las variedades cultivadas más productivas del mundo.

No hay ninguna duda que el hombre ha seleccionado diversas especies vegetales, sembró y siembra sus semillas, y nuevamente selecciona su descendencia variada. Por consiguiente, se dice que el hombre ha realizado un experimento en una escala gigantesca; y este es el resultado de un experimento en las cuales la naturaleza durante un largo lapso de tiempo ha tratado incesantemente. (Charles Darwin, 1868)

Cuando **Charles Darwin** publicó su obra, el *Origen de las especies* en 1859, en su primer capítulo “variación bajo Domesticación” introdujo la idea de la selección natural como una analogía a la domesticación, y el ejemplo de las especies domesticadas fue fundamental para la formulación de su teoría. Pero para Darwin la domesticación fue más que una analogía útil, al que consideró como un modelo de adaptación desde las cuales las inferencias a cerca de la naturaleza de las variaciones y selección en sistemas naturales podrían ser trazadas. Posteriormente Darwin se exployo sobre este tema en 1868 en su segundo libro titulado *Variación de las Plantas y Animales bajo Domesticación*. El hecho que uno de los fundadores de la teoría evolucionista ponga tanta atención a la domesticación y al proceso de selección asociado con el proceso de domesticación, da testimonio del valor ejemplar de los cultivos y animales domesticados en el estudio de la selección natural en general. En sus escrituras, Darwin hace varias observaciones y suscitó varios temas que son aun relevantes hoy en día, algunos de los cuales todavía no se han resuelto. Uno de los beneficios de haber considerado la selección bajo domesticación fue la demostración que la selección tiene efectos heredables, aun a falta de cualquier información acerca del fundamento histológico, bioquímico, y las bases genéticas de la herencia. En aquel entonces Darwin se confronto con un acertijo, a saber: “las leyes que gobiernan la herencia son totalmente desconocidas; nadie puede responder por qué se observa la misma peculiaridad en diferentes individuos de la misma especie, y en individuos de diferentes especies, algunas veces es heredable y algunas veces no”.

Otra de las observaciones mayores hechas por Darwin fue que las modificaciones morfológicas seleccionadas durante la domesticación ha sido de tal magnitud que muchas plantas cultivadas usualmente no pueden sobrevivir en estado natural sin la ayuda humana. Además, señaló que la selección por los agricultores tradicionales podría conducir a una amplia formación de variación en plantas y animales domesticados en relación a sus progenitores silvestres. También sugirió que la selección de los cultivos por el hombre ocurrió inconscientemente o inadvertidamente, esto es, sin la acción deliberada del hombre. Sostuvo que los cultivos son tan diferentes morfológicamente de sus progenitores

silvestres que el hombre posiblemente, no podría identificar los rasgos tan diferentes de aquellas existentes en sus progenitores silvestres.

Mientras que Gregor Mendel publicaría los resultados de sus experimentos algunos años después (en 1866), éstos permanecerían desconocidos hasta los comienzos del siglo XX cuando Hugo de Vries (USA) y William Bateson (Inglaterra) simultáneamente redescubrían las leyes de Mendel, sorprendiéndose que 50 años atrás un monje ya se les había adelantado. El conocimiento del papel de los cromosomas en la herencia y el fenómeno de la mitosis y meiosis fueron descubiertos solo a finales del siglo XIX, y comienzos del siglo XX. Y el papel del ADN como el vehículo bioquímico de la herencia fue sólo concluyentemente establecido en los años cuarenta. Así, mientras la herencia literalmente fue ampliamente aceptada, su mecanismo permaneció incierto por algún tiempo más hasta después de 1859. Pero la herencia jugó un papel de mucha importancia en la teoría de Darwin porque aseguró que la progenie de los individuos más adecuados pudiera asimismo ser más adecuada que la progenie de individuos menos adecuados. Así, la herencia potencialmente introduce un efecto multiplicador que fortalece la fuerza de la selección.

Frente a esta situación, Darwin escogió para su segunda obra los efectos acumulativos de la selección que se da generación tras generación, examinando la domesticación de plantas y animales por el hombre. También consideró la pregunta en lo que se refiere al origen de las plantas cultivadas. Particularmente estaba interesado en el número y el lugar de la domesticación, pero manifestó que realmente sería muy difícil identificar los centros de origen de dichos cultivos. Desde ese entonces, un cuerpo substancial de información ha sido llevado no sólo sobre el origen de la domesticación de los cultivos, sino que también, en su subsiguiente evolución a la domesticación, en gran parte a través de la aplicación de una amplia gama de técnicas progresivamente sofisticadas. Además, han existido varios contribuyentes principales en el campo del estudio de la evolución de los cultivos, incluyendo a Alphonso de Candolle, quien ampliamente considero los tipos de datos que pueden usarse para rastrear el origen de las plantas cultivadas; a Nikolai Vavilov, quien sistemáticamente identificó los centros de domesticación de los cultivos; y últimamente entre otros, Jack Harlan, quien también contribuyó al concepto de los centros de domesticación y las vinculaciones cercanas basadas entre la ciencia de la arqueología y la ciencia vegetal.

Este incremento cuantitativo en los datos arqueo-botánicos y el crecimiento de la investigación en este campo en estos últimos años, indica que el origen de las plantas cultivadas fue un proceso dinámico y evolutivo multietapas que ocurrió independientemente en numerosas regiones del mundo que involucraron numerosos

cultivos. Las muestras sistemáticas de los restos arqueo-botánicos, usando la técnica de flotación en el campo, comenzó lentamente en los años sesenta y setenta, y permitió la colección de un conjunto de datos mucho más grandes y más completos. Solamente en las pasadas dos décadas, los refinamientos en la identificación, análisis y el modelaje han ocurrido. Esto significa simplemente, que solo en tan pocos años ha sido posible ofrecer nuevos entendimientos profundos sobre la domesticación de las plantas y los orígenes múltiples de los cultivos.

Aunque la domesticación es un aspecto reciente de nuestra historia, el mejoramiento de los cultivos es una tarea inexorable para la evolución social del hombre. Hasta hace poco, la domesticación ha sido interpretada como un proceso rápido con pocos cultivos de especies predomesticadas y un surgimiento relativamente rápido del síndrome de la domesticación. Esta interpretación ha tenido un efecto profundo en el marco biológico dentro de las cuales las investigaciones de los orígenes de los cultivos han sido realizadas. Una mayor asunción subyacente ha sido que las presiones de selección artificial fueron considerablemente más fuertes que las presiones de la selección natural, resultando en patrones genéticos de diversidad que reflejan la independencia genética de localidades geográficas. Recientes evidencias arqueobotánicas han volcado la noción de una transición rápida, resultando en un modelo prolongado que debilita estas asunciones. Conclusiones de estudios de múltiples locus en todo el genoma permanecen problemáticos en su apoyo a un modelo de una transición rápida indicando que los cultivos domesticados parecen estar asociados con la monofilia de sólo un lugar geográfico único. En tanto, el origen múltiple de los cultivos parece mostrar mayor probabilidad de producir clades monofiléticos que los cultivos de un solo origen.

La domesticación de los cultivos es un ejemplo modelo de la evolución bajo condiciones climáticas cambiantes que ha estado en el centro del pensamiento evolutivo desde Darwin, quien reconoció que la comprensión de la dinámica evolutiva de este proceso brinda una primera fuente de conocimientos para la misma evolución. Este valor fundamental de la domesticación sigue siendo cierto hoy. Hasta hace poco, la domesticación en el Cercano Oriente había sido visto como un rápido proceso en tres pasos principales que siguió de cerca la transición climática entre el Pleistoceno y Holoceno (ver figura 2), con escaso cultivo de pre domesticados, un rápido surgimiento del incremento de cultivos domesticados, y una expansión explosiva de los agricultores fuera de los centros de origen.

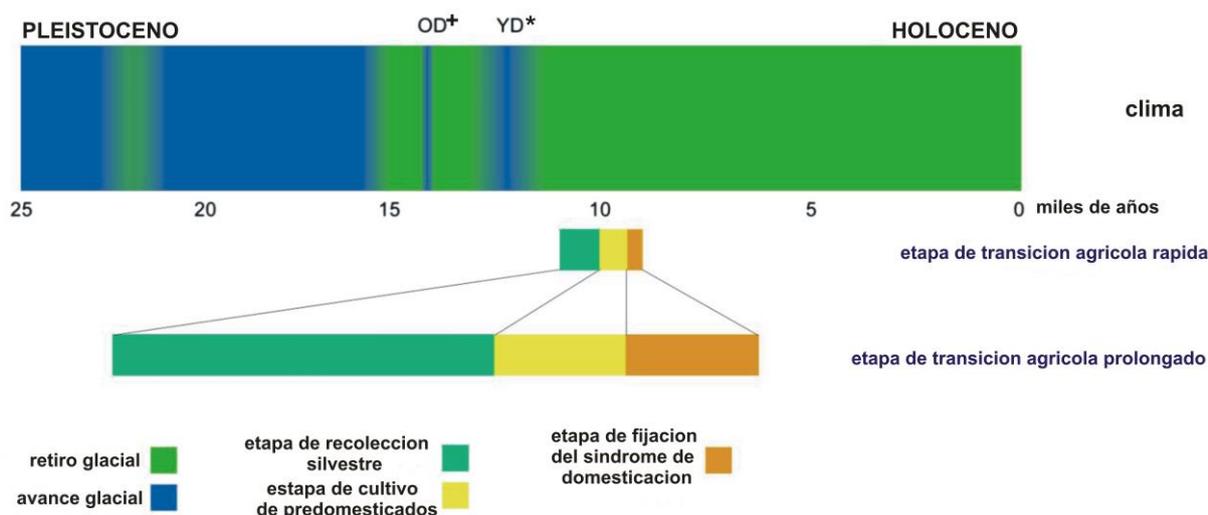


Figura 2. Tiempo de escala de modelos de transición rápida y prolongado de domesticación. + (OD) Dryas antiguos, * (YD) Dryas recientes. Dryas han sido periodos de intensos fríos. Se nombran de este modo en honor a Dryas octopetala (Rosaceae) debido a las grandes cantidades de su polen encontrado en las muestras con las que se fechan a esas épocas.

El modelo de transición rápida tiene el mayor corolario importante de significado biológico, que indica que la presión de selección artificial proporcionada por las prácticas de cultivo llevó rápidamente a la fijación de los rasgos del síndrome de domesticación, dominando a las presiones de selección natural a la que los cultivos silvestres estaban sujetos. Este corolario pareciera ser razonable basado en la rápida aparición de los cultivos en el registro arqueológico y en experimentos clásicos de campo, que demostraron la posibilidad de la domesticación aproximadamente en veinte años, y la idea de que los cereales no podrían haber sobrevivido en el Cercano Oriente hasta después de las condiciones secas del Dryas reciente. Este modelo de transición rápida apoya la idea del paquete neolítico, lo que implica que varios de los diferentes cultivos fueron llevados a la domesticación por el mismo grupo de los primeros agricultores.

Recientemente, las evidencias arqueobotánicas ha trastocado el modelo de transición rápida que inició la domesticación de cultivos y terminó en un breve período en el límite del Pleistoceno / Holoceno. Las tres etapas del proceso de domesticación se han ampliado en una escala de tiempo. Una gran colección de plantas ha aportado pruebas de recolección de cereales silvestres, con una antigüedad de hace 23 000 años, unos 10 000 años antes de lo que se pensaba. Las pruebas de cultivos pre domesticados se han establecido hace 13 000 – 12 500 años, durante el Dryas más reciente. Dentro del período de predomesticación, parece ser que ha habido numerosos inicios de la agricultura, con diferentes especies provenientes de diferentes localidades y no en un solo paquete neolítico. La etapa final del proceso de domesticación en el que los rasgos del síndrome de domesticación se fijaron también se ha encontrado de ser un proceso lento; Tanno y Willcox

(2006) sostienen que el raquis-mutante resistente a la dehiscencia tomó más de 3 000 años de cultivo para llegar a fijarse y los rasgos del síndrome de las mismas características apareció en secuencia lenta, pero no juntos en un corto período. En este sentido, ahora es más apropiado considerar un modelo de domesticación prolongado, antes que una transición rápida. El tiempo de escala extenso de la transición prolongada hizo que el flujo de genes de cultivos entre localidades permitiera tener probablemente y por consiguiente la posibilidad más baja que un cultivo domesticado haya sido exclusivamente asociado con un rango geográfico estrecho o que las domesticaciones múltiples hayan sido genéticamente independientes.

Como la domesticación es un proceso multietapas, existen modelos que han resumido las etapas esperadas y la visibilidad arqueológica. Un modelo clásico es el de Harris (1989), quien distingue cuatro etapas generales: **(1)** la adquisición de alimentos de las plantas silvestres (verdaderos cazadores y recolectores), **(2)** la producción de alimentos de plantas silvestres (los iniciadores del cultivo), **(3)** cultivo sistemático (o morfológicamente plantas silvestres) y finalmente **(4)** la agricultura basada en plantas domesticadas. En este proceso, la domesticación resulta de los primeros estados de la producción de alimentos por las plantas silvestres y cultivo sistemático, haciendo a los cultivos más dependientes del hombre no solo para la supervivencia, sino que también haciéndoles más productivos. A través de todas estas etapas el hombre optó por el esfuerzo laboral creciente en una sola unidad de tierra y en un solo campo, en otras palabras, esto traza una intensificación de la producción. La recompensa que se logró fue el incremento de la productividad, y la capacidad para producir mayores excedentes (las que permitieron incluso el nacimiento de la economía), alimentar a más personas, o acumular como riqueza. Una versión actualizada del gráfico de Harris se da en la figura 1, en la que dos puntos deberían ser destacados: **Primero**, que hay necesariamente una etapa de producción (el cultivo) que precede a la domesticación morfológica, y los arqueos botánicos han estado desarrollando una manera para reconocer esto. **Segundo**, esta transición representa un cambio importante en el comportamiento humano en términos de la modalidad de eficiencia. Mientras que el tiempo para los recolectores es una medida importante de eficiencia (tiempo de transporte, tiempo de procesamiento, etc.), para los agricultores, quienes han invertido trabajo en parcelas más pequeñas para ver retornar el esfuerzo de su trabajo, el espacio llega a ser una medida crucial para la eficiencia, o sea el rendimiento por unidad de área. Este cambio cultural es probablemente crucial para el cambio en las presiones selectivas sobre las plantas silvestres que evolucionaron a especies domesticadas.

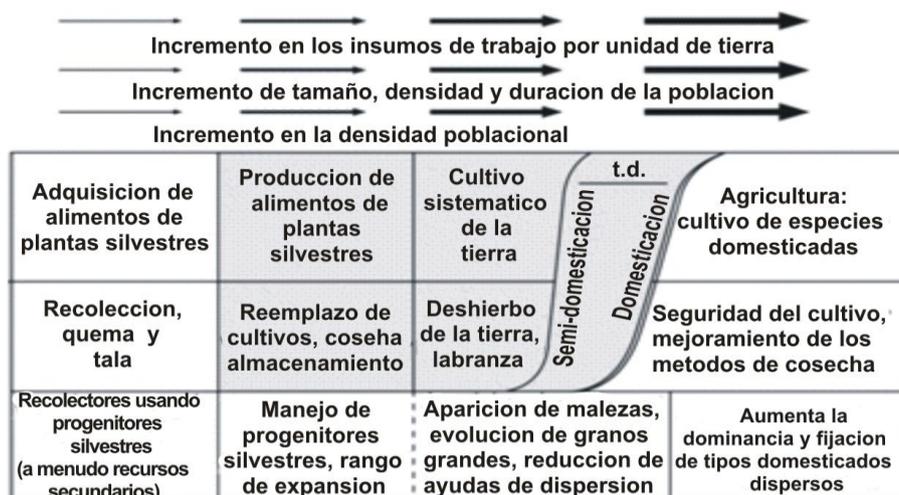


Figura 3. Modelo evolutivo de recolectores a agricultores, con expectativas arqueológicas en la parte superior. Los estados del cultivo de pre-domesticación están sombreados. La domesticación se presenta como un proceso de cambios de frecuencia gradual, con un estado inicial, un estado de semidomesticación más rápida y un último, con una fijación posterior más lenta de la domesticación completa. La brecha de tiempo entre la semidomesticación y domesticación puede ser tomada como un estimado mínimo de la tasa de domesticación (t.d.)

Este proceso de domesticación representa el desarrollo más importante de los últimos 13 000 años de la historia del hombre. Esto interesa a todos, científicos o no, porque provee la mayor parte de nuestra alimentación, porque el hombre moderno depende de un número sorprendentemente pequeño de cultivos: casi el 70% de las calorías consumidas es proporcionado por sólo quince cultivos (ver Tabla 1). Los cereales son en particular importantes, con cinco cultivos (arroz, trigo, maíz, caña de azúcar, y cebada) contribuyendo con más de la mitad de las calorías consumidas por el hombre. A pesar de la importancia crítica de estos cultivos, en la mayoría de los casos poco se conoce acerca de su domesticación. Algunas preguntas obvias quedan por averiguar: ¿Quiénes fueron? ¿Cómo identificaron el cultivo incipiente? ¿Cuáles fueron sus métodos de cultivo? Otras preguntas le conciernen a la historia del cultivo: ¿Cuál fue el progenitor silvestre del cultivo moderno? ¿Ocurrió la domesticación más de una vez? Si es así, ¿dónde?

Tabla 2. Rango de los principales cultivos del mundo por tonelaje

Rango por tonelaje	Cultivo	Rango: calorías consumidas	Rango por Tonelaje	Cultivo	Rango: calorías consumidas
1	Caña de azúcar	4	9	Palma aceitera	7
2	Maíz	3	10	Cebada	11
3	Trigo	2	11	Camote	15
4	Arroz	1	12	Tomate	30
5	Papas	6	13	Sandía	38
6	Beterraga	8	14	Plátanos	19
7	Soya	5	15	Brasicas	37
8	Yuca	9			

La adaptación de las plantas al cultivo fue vital y un prerrequisito necesario para el surgimiento de la civilización y la transformación global de la demografía. Asimismo, la domesticación finalmente produjo agentes de conquista (por ejemplo, armas, gérmenes y acero) pero estos se originaron en sólo algunas áreas del mundo, y en algunas áreas mucho más que en otras. Las personas que a través de los avances biogeográficos adquirieron las primeras domesticaciones adquirieron enormes ventajas sobre otras personas y se dispersaron por el mundo. Como resultado de esas sustituciones, cerca del 88% de toda la humanidad hoy en día habla algún lenguaje perteneciente a uno u a otro de no más de siete lenguajes confinadas en los inicios del Holoceno a dos áreas pequeñas de Eurasia, que posteriormente se convirtiera en los centros iniciales de la domesticación, el Creciente Fértil y parte de China. A partir de estos centros, los habitantes de aquellas dos áreas dispersaron sus lenguajes y genes sobre el resto del mundo.

Los rasgos seleccionados durante la domesticación difieren entre plantas y animales. Entre los primeros se encuentran, primordialmente morfológicos y fisiológicos. Entre los últimos, están principalmente el comportamiento hasta características morfológicas menos importantes. Debido a que las plantas o las poblaciones animales son generalmente heterogéneas, los cultivos o el proceso de crianza ejercen presión de selección en mutantes naturales que existen dentro de estas poblaciones. Aunque estos mutantes inicialmente ocurren generalmente en una baja frecuencia (en parte por la baja frecuencia de mutaciones y, en parte, por la condición de un fenotipo deletéreo en estado silvestre), se repite la selección positiva en generaciones sucesivas en un ambiente cultivado y que pueden gradualmente aumentar su frecuencia hasta que la mutación logra fijarse, esto es, si está presente en todos los individuos de la población cultivada. Un ejemplo de tal mutación es la dispersión de semillas mutantes. En poblaciones naturales, las plantas dispersan sus semillas sin la intervención humana a la madurez del fruto. Este rasgo es obviamente esencial para que una planta silvestre prospere en ambientes silvestres. Los mutantes que impiden la dispersión de las semillas pueden aparecer en tales poblaciones, pero su adaptabilidad es muy baja. Su frecuencia, por consiguiente, permanecerá baja. Si estas poblaciones son nuevamente sujetas a cultivo, potencialmente la misma mutación nuevamente será favorecida debido al menos por algunos métodos que impiden la pérdida de semillas durante y después de la cosecha.

La selección durante la domesticación puede abarcar tanto la selección natural y la selección por el hombre. Si la selección realizada por el hombre fue consciente o inconsciente en las primeras etapas de la domesticación es todavía materia de conjetura. La mayoría de científicos involucrados en este tipo de estudios piensan que las primeras etapas de domesticación debieron de ser el resultado de una selección inconsciente del

hombre. Sin embargo, en las últimas épocas, el hombre tuvo un papel más activo en seleccionar características que les gustaran ya sea porque permitían una fácil labranza de la tierra o por ser más beneficiosos o porque sus productos fueron más útiles, atractivos, o sabrosos.

El cultivo de especies vegetales fue una necesidad, pero no una condición suficiente para la domesticación. Una condición suficiente requiere cambios genéticos heredables, las cuales se traducen marcadamente en fenotipos morfológicos y fisiológicos notablemente distintos. Los organismos completamente domesticados como el maíz (*Zea mays* var. *mayz*) o el rocoto (*Capsicum pubescens*) no pueden sobrevivir en estado natural sin la intervención humana, por lo que es importante enfatizar la distinción entre tipos silvestres y domesticados. Por consiguiente, si durante mucho tiempo no se habrían dado esos cambios genéticos significativos, la domesticación no se habría iniciado. En cambio, la humanidad ha llegado a confiar en plantas y animales domesticados de manera significativa como parte de su alimentación y otras necesidades. Por lo tanto, uno puede hablar de una relación mutuamente beneficiosa entre el hombre y sus cultivos o la crianza de animales, en las cuales ambos necesitan uno del otro para la supervivencia.

La selección y la mutación no son los únicos factores evolutivos que han jugado un papel importante durante la domesticación. Mientras que la selección y la mutación afectan locus específicos, tanto la deriva genética aleatoria y la migración afectan al genoma como un todo. La deriva genética, por efectos probados causados por una población de tamaño pequeño, ha afectado a las plantas cultivadas repetidamente durante y después de la domesticación. Este conocimiento ha venido incrementándose aparentemente por estudios moleculares de especies domesticadas en una región específica donde se originó la mayoría de cultivos. Así, el tamaño de la población inicial fue probablemente pequeño, lo cual condujo a los cuellos de botella genéticos acompañados por la deriva genética. Adicionalmente los efectos de los cuellos de botella genéticos fueron encontrados durante fracasos del cultivo y dispersión de cultivos o en los cruzamientos en sus áreas originales de domesticación.

Todos los intentos para definir la domesticación involucran una relación entre el hombre y las plantas domesticados. Existe, sin embargo, perspectivas bien definidas y a menudo discordantes que se dan con respecto al balance de poder (ver Figura 4) en esta interrelación y sus características decisivas centrales.

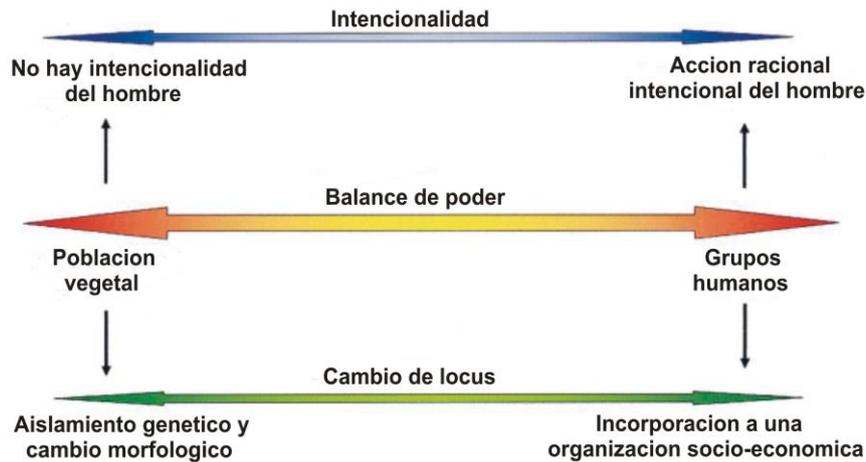


Figura 4. La definición de la domesticación tiende a caer a lo largo de cualquiera de los tres ejes de variación. Las definiciones que le otorgan el balance de poder en la relación domesticado con el hombre tienden a enfatizar la intencionalidad humana y los impactos sociales y económicos de la domesticación. Las definiciones que le dan al balance de poder a favor de los domesticados tienden a descontar el papel de la intencionalidad humana en el proceso y enfatizar sus impactos biológicos en los domesticados.

Muchos intentos para definir la domesticación, enfatizan el rol dominante que juega el hombre en asumir la "autoridad" sobre todos los aspectos de la reproducción, movimiento, distribución, nutrición, y protección de las especies domesticadas. Integralmente para la definición que hace el hombre en el control de los procesos es la noción de intencionalidad, en el que el hombre con una visión anticipada e intento deliberado interviene en el ciclo biológico de las plantas escogidas, asumiendo la responsabilidad de su cuidado para introducir objetivos específicos y bien definidos que sirvan a sus necesidades. Asociado a menudo con este énfasis de la dimensión humana está la noción que la domesticación conlleva a un cambio en la organización socioeconómica en la cual las generaciones sucesivas de domesticados llegan a integrarse en las sociedades humanas como objetos de propiedad.

Otros investigadores desaprueban estos acercamientos "antropocéntricos" para definir la domesticación describiendo a los domesticados como objetos pasivos durante el proceso, señalando que los domesticados también obtienen beneficios a través de la adaptabilidad reproductiva vastamente realizada y de las diseminaciones alcanzadas. Aquellos operadores dentro de una perspectiva biológica evolutiva, en particular, sostienen que la relación entre humanos y plantas domesticadas no es diferente a otra relación mutualista en el "mundo natural" que brindan a ambas especies un aumento de codependencia. Además, como uno se mueve más allá del espectro, desde una perspectiva mutualista relativamente balanceada hacia aquellos que enfocan sobre los domesticados, el papel de los intentos deliberados del hombre declina. La posición más extrema en el

punto final del espectro del balance es en favor de los domesticados, los cuales se ven como manipulaciones de las contrapartes humanas para su propia ventaja evolucionista, entrapando al hombre en una relación que en verdad pudo haber reducido la salud humana.

Otro eje de variación en los acercamientos para definir la domesticación es el pariente silvestre primario dado para el cambio genético y cambio morfológico asociado. Un énfasis sobre el cambio genético y su expresión del fenotipo es particularmente común entre los investigadores que enfocan su atención en la domesticación de las plantas, especialmente la de especies anuales con semillas grandes, donde la intervención humana ha dado como resultado cambios genéticos medianamente rápidos con expresiones fenotípicas fácilmente observables.

Tanto en plantas y animales, el esfuerzo por documentar la domesticación requiere identificar marcadores bien definidos que pueden ser explícitamente asociados a una etapa o aspecto específico de los marcadores durante el proceso de despliegue o desarrollo de la domesticación. Diferentes marcadores pueden ser más efectivos en detectar las etapas diferentes de este proceso. Los marcadores también pueden variar de acuerdo a la biología del domesticado y su interrelación con el hombre. Por lo tanto, existen diferencias fundamentales en las presiones de selección bajo domesticación y, consecuentemente, entre los marcadores correspondientes usados para documentar la domesticación.

Las presiones selectivas sobre las plantas, especialmente anuales, tienden a operar directamente sobre los rasgos morfológicos que pueden, por otro lado, ser usados como marcadores inequívocos de la domesticación. Los impactos morfológicos de la domesticación de las especies anuales pueden suceder como respuestas mayormente automáticas a las siembras y cosechas del hombre que resultan en tales cambios, como el incremento en el tamaño de la semilla, cascara más delgada de la semilla, reconfiguración de la arquitectura de la parte apical de la semilla, o el desarrollo de las vainas indehiscentes. La selección intencional para los rasgos morfológicos específicos en plantas anuales, tales como el mayor tamaño del fruto, parece haber ocurrido mucho más tarde en el desarrollo de la interrelación de la domesticación.

Por otra parte, las plantas perennes mantenidas por el trasplante de fragmentos (vástagos), no están sujetas a la misma presión de semilleros y a las presiones selectivas de cosecha del hombre que dan como resultado los marcadores morfológicos usados para documentar la domesticación en plantas anuales. Al mismo tiempo, sin embargo, debido a que estos pueden tener más de una oportunidad para ser replantados selectivamente con las características deseados por el hombre, las plantas pueden responder medianamente rápido a la selección deliberada del hombre en el desarrollo de frutos más grandes, la

pérdida de defensas químicas contra los herbívoros, o los cambios en contenido de azúcares y almidones. Mientras muchos de estos cultivos fueron cultivados en áreas tropicales con preservación pobre de macro-fósiles vegetales, el desarrollo de técnicas avanzadas para la recuperación y la identificación de micro-fósiles vegetales (es decir, fitolitos y granos de almidón) han posibilitado detectar estos cambios morfológicos inducidos por la domesticación en raíces y tuberosas (Figura 5).



Figura 5. La domesticación es mejor vista como desarrollo del mutualismo entre el hombre y las poblaciones vegetales. La relación puede ser caracterizada a lo largo de varias escalas de aportes tanto del hombre como de las plantas. Todas estas escalas están generalmente implicadas en el curso de la domesticación, aunque funciona a menudo independientemente una de otra. El grado de cambio a lo largo de cada escala es contingente sobre la biología de las especies implicadas, así como las circunstancias ecológicas y culturales del hombre.

En años recientes se ha visto un incremento en el uso de marcadores no morfológicos de la intensificación de la interacción planta-hombre que pueden preceder una clara evidencia de los cambios morfológicos en las plantas. La evidencia de la clarificación de tierras, la modificación de sistemas naturales de drenaje, las quemadas intencionales, y los cambios en la composición de malezas en colecciones arqueológicas, han sido eficazmente usadas para rastrear la modificación de los paisajes y las comunidades vegetales por el hombre, como parte del proceso de la domesticación. La ocurrencia de macro o microfósiles vegetales en áreas que se creían estar distantes fuera de su rango natural

también ha sido interpretada como evidencia del transporte y cuidado de las plantas por el hombre.

El desarrollo de esta creciente información de marcadores moleculares ha permitido investigaciones detalladas de la evolución de un número de cultivos. La mayor parte de las investigaciones están dedicadas a la misma domesticación. Tales estudios han proveído la comprensión de muchos aspectos, incluyendo la identificación de sus progenitores silvestres, sus orígenes, la localización del tiempo de los eventos de domesticación, los cambios biológicos complejos, su restricción sorprendente para pocas especies, la restricción de sus orígenes geográficos a pocas tierras nativas, su subsiguiente expansión geográfica a partir de esas áreas nativas, las consecuencias de la domesticación por las sociedades humanas, los orígenes de las enfermedades contagiosas humanas, expansiones de las poblaciones agrícolas, y la evolución humana. Además, con el incremento de las comodidades y la disminución de los costos del desarrollo de las herramientas moleculares, los recursos necesarios para investigar los *locus* genéticos de las características fenotípicas están ahora siendo ubicados para los cultivos más importantes. Estos avances no solo permiten la investigación de la arquitectura genética global de la transición, especie silvestre — especie cultivada, sino también, hace posible la identificación de regiones genómicas y genes que fueron sujetos a selección durante la evolución de varios cultivos. En algunos casos, los investigadores han sido capaces de identificar los cambios nucleotídicos exactos, responsables de la producción de las características agronómicas claves relacionados al cultivo.

Por lo tanto, nuestro conocimiento de la evolución y domesticación de los cultivos es inferencial. Generalmente podemos solo comparar con nuestros cultivos presentes en la actualidad (de hace 100 a 200 años) hasta colecciones de accesiones de posibles representantes ancestrales. Este es un proceso continuo que se inició con las especies silvestres, seguido de la formación de especies cultivadas, selección de razas por los cultivadores (llamadas *landraces*), cultivares modernos como resultado de cruzamientos científicos. Este proceso que involucró requerimientos necesarios, continúa hoy en día.

Requerimientos básicos y pasos del proceso de evolución/domesticación (E/D)

1. **Una población natural con suficiente variación genética.** Permite la variación fenotípica para las características deseables por el hombre. Muchas poblaciones naturales de especies vegetales tienen considerable variación que lleva a una distribución geográfica y requerimientos adaptativos a la población. La variación genética en una población natural lleva a nuevas combinaciones de los genes existentes dentro de la población como: mutaciones, migración alélica entre

poblaciones, selección natural para una adaptación local, y eventos aleatorios. La variación genética es mantenida en una población natural por múltiples mecanismos genéticos y expuestos a diversos ambientes. La variación genética es la energía para el proceso de evolución y domesticación. Esta variación puede incrementar o disminuir durante el proceso E/D.

2. **Cambio en la frecuencia alélica.** Este mecanismo hace que los alelos confieran características deseables llegando a ser más frecuentes (los alelos que confieren características desfavorables llegan a ser menos frecuentes). Estos cambios normalmente están atribuidos a la selección (natural o humana). Los cambios en la frecuencia alélica es una característica constante del proceso de evolución y domesticación y mejoramiento de cultivos.
3. **Aislamiento reproductivo (migración limitada).** De esta manera, estos cambios en la frecuencia de alelos no se pierden debido a la mezcla con poblaciones no seleccionadas. Los pasos necesarios en la especiación. El aislamiento reproductivo puede formarse instantáneamente (algunos poliploides, mutaciones florales) o gradualmente.

La evolución continúa a través de la domesticación y aun hoy en día. Diferentes variantes de una especie cultivada pueden evolucionar en nuevas especies. Nuevos genes de las mismas especies, segmentos cromosómicos y genes de especies relacionadas, y genes novedosos de cualquier especie están siendo introducidos a nuestros cultivos más conocidos durante las mejoras biotecnológicas modernas, usando como base los *pools* genéticos.

RESERVORIOS O POZOS (*POOLS*) GENÉTICOS

Un concepto clave en la utilización y preservación de la biodiversidad es el concepto de los *pools* genéticos. Los fitomejoradores usan los recursos genéticos para mejorar sus cultivos. Ellos clasifican los recursos locales dentro de uno de los cuatro *pools* genéticos basados sobre la factibilidad de uso

- GP 1:** El mismo cultivo y sus parientes silvestres que son fácilmente entrecruzados y producen progenie fértil.
- GP 2:** Especies que se cruzan con GP 1 pero con dificultad y producen progenie con viabilidad reducida.
- GP 3:** Especies que se cruzan únicamente con GP 1 usando técnicas avanzadas (recuperación de embriones, cultivo de tejidos) y producen progenie con baja viabilidad.
- GP 4:** Otras especies que no se cruzan con GP 1. Debe usarse genética molecular y clonación de genes para usar estos *pools* genéticos.

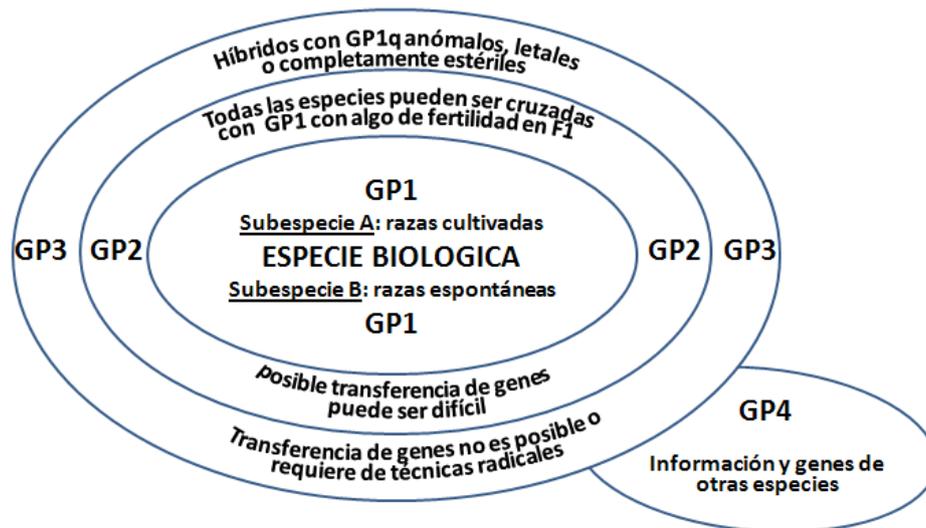


Figura 6. El concepto de *pool* genético usado por los fitomejoradores. Un análisis filogenético y genómico del germoplasma de cultivos: Una condición necesaria para su conservación y utilización racional.

Esta biodiversidad de los reservorios genéticos por sí mismo puede ser definida en muchos niveles y en muchas maneras. Por lo tanto la colección y la conservación de la diversidad se pueden ver de muchas maneras. Se puede conceptualizar la diversidad genética en términos de secuencias de ADN, alelos, todo el genoma, dentro de una población, dentro de una especie, dentro de una región geográfica. Además se puede considerar comunidades de especies que pudieron haber coevolucionado, tales como las plantas y sus plagas y enfermedades. Para las plantas, solamente una pequeña fracción de la biodiversidad puede ser útil pero puede ser crucial al éxito del cultivo y para la evolución continua (mejoramiento) de las especies cultivadas.

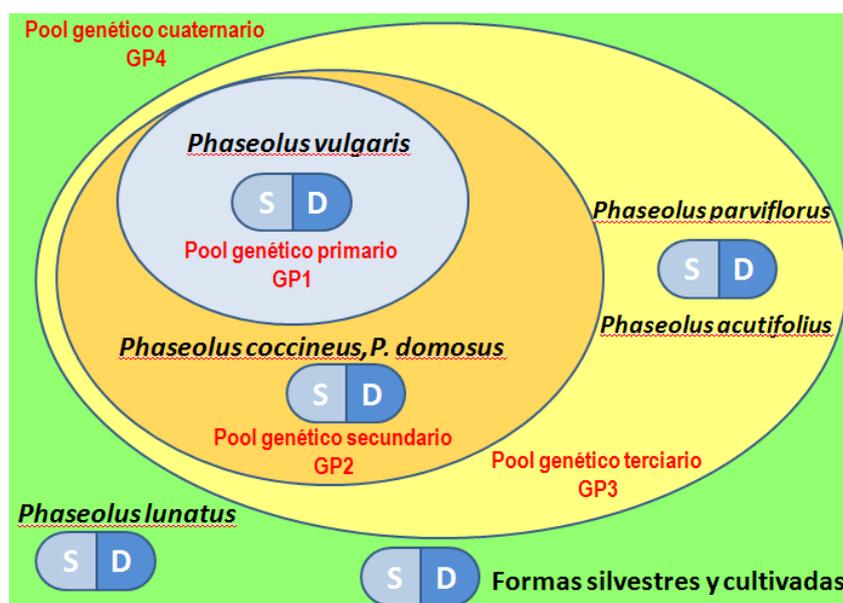


Figura 7. Ejemplo de pool genético en *Phaseolus*.

En este sentido, las formas domesticadas soportaron solamente un parecido con sus ancestros silvestres debido a la selección de los genes de la domesticación. A inicios del siglo XVIII, la primera hibridación consciente de plantas ocurrió utilizando a la especie ornamental cultivada *Dianthus*. El conocimiento de la hibridación en esta planta abrió el camino a los cultivadores el uso de la hibridación intra e interespecífica en la mejora de los cultivos. El descubrimiento de las leyes de la genética de Mendel, basadas en sus experimentos con los guisantes de jardín domesticados, condujeron a mejorar el entendiendo de la variación en las especies domesticadas y silvestres. El conocimiento de las relaciones evolutivas entre los cultivos y sus progenitores silvestres ha facilitado la explotación más eficiente de los recursos genéticos representados por los parientes silvestres de las especies domesticadas. Actualmente, los cultivos domesticados como el arroz, el maíz y el tomate son los objetivos principales de estudios en la genética molecular. La investigación de los rasgos relacionados a la domesticación está conduciendo a una mejor comprensión de cómo el control genético efectúa las diferencias fenotípicas. Por ejemplo, en determinar la existencia de cuál de los genes similares (ortólogos) están involucrados en producir fenotipos similares en especies distantemente relacionadas y resolver de cómo transferir los genes deseables entre especies que no pueden hibridarse sexualmente y, además cómo controlar la expresión de los genes una vez que son transferidos.

La hibridación y la selección han sido involucradas en el origen de los cultivos y el proceso de la domesticación desde los primeros tiempos. *Triticum aestivum* "trigo", la cuál es un hexaploide ($2n = 6x = 42$ cromosomas), surgió a través de una hibridación fortuita directa entre el trigo tetraploide (*Triticum turgidum* ssp *dicoccum*, $2n = 4x = 28$) y la especie diploide (*Aegilops tauschii*, $2n = 2x = 14$), esta última una maleza de los campos de trigo. Nuevos grupos de bananos y plátanos se desarrollaron cuando los diploides domesticados de bananos (genoma AA) se dispersaron hacia el rango de hábitats silvestres de *Musa balbisiana* (genoma BB), produciendo triploides AAB y ABB. Las fresas modernas (*Fragaria X ananassa*) son una consecuencia de la hibridación entre la especie norteamericana *F. virginiana* y la sudamericana *F. chiloensis* al ser cultivadas a corta distancia en jardines europeos cuando éstas hasta ahora, son especies geográficamente aisladas. La selección, tanto intencionalmente por el hombre (selección consciente) y el modelamiento como resultado de los factores medioambientales (selección natural o automática) han establecido, en la mayoría de cultivos, los rasgos asociados con el síndrome de la domesticación. Pero también, debemos indicar que los cultivos interactúan con las malezas que han coevolucionado con las plantas cultivadas y han estado bajo presiones similares de selección intensas. Diversos mecanismos de control de las malezas a través de la agronomía

y la mejor habilidad competitiva de cultivos han sido continuo durante los 10 000 años de agricultura, pero las malezas todavía reducen los rendimientos y contaminan los cultivos. En el arroz, el cambio de las prácticas agrícolas está conduciendo al surgimiento de nuevas formas de malezas de arroz en la última década. Así, al igual que los cultivos, las malezas también evolucionan rápidamente bajo selección.

Pero no solo es indispensable tener un conocimiento de los requerimientos básicos y pasos del proceso de la evolución de las plantas domesticadas, sino que es necesario retomar uno de los principales puntos de la teoría de la selección natural de Charles Darwin: Aquellos organismos mejor adaptados tendrán mayor probabilidad de sobrevivir y pasar sus genes a la siguiente generación. Esta adaptación a nivel genético es la adaptación en sentido estricto, fruto de una selección natural irreversible. Las características genéticas de estas poblaciones, les permiten la supervivencia en diferentes ambientes, y persisten aunque el individuo cambie a otros ambientes. Los inicios de mayor impulso fueron dados por Ronald A. Fisher quien enfatizara por los años treinta del siglo XX que la adaptación es caracterizada por el movimiento de la población hacia el fenotipo que mejor se adecua al ambiente presente. El resultado frecuentemente es una lucha asombrosamente equilibrada y precisa entre un organismo y el mundo en el que vive. Pero como Fisher también enfatizó, el incremento constante en la frecuencia de un alelo bajo selección no debe tener como resultado invariablemente "la modificación adaptativa de formas específicas".

La manera de cómo la selección natural sobre los rasgos adaptativos se ha filtrado hasta el nivel genético aún se desconoce. La teoría de la adaptación y el mapeo de los rasgos cuantitativos (QTL) han proporcionado elementos sobre el número y efecto de los genes involucrados en las adaptaciones, pero estos resultados se han visto obstaculizadas por cuestiones de aplicabilidad a los sistemas biológicos reales y por la pobre resolución, respectivamente. Los avances en tecnologías moleculares han contribuido a agilizar la clonación de los genes de adaptación tanto a través de avances y retrocesos en los enfoques genéticos. Enfoques de avanzada comienzan con características de adaptación y tratan de caracterizar sus arquitecturas genéticas subyacentes a través del desequilibrio de mapas de ligamiento, el mapeo de QTL y otros métodos. Otro enfoque es la búsqueda de proyecciones de largos conjuntos de datos de la secuencia de genes que poseen las huellas de la selección. Aunque estos enfoques han tenido éxito en la identificación de los genes de adaptación en las plantas. Muy pocos, si los hubiera, de las bases moleculares de estas adaptaciones han sido totalmente resueltos. El continuo aislamiento de los genes adaptativos de las plantas conducirá a una comprensión más amplia del efecto de la selección natural sobre los genes y genomas.

Desde que Charles Darwin (1859) inicialmente postulara el rol evolutivo central de la adaptación, se ha aprendido mucho sobre cómo ocurren. Sin embargo, aún permanece un gran vacío importante en nuestra comprensión en relación de los rasgos adaptativos hasta sus respectivas bases moleculares. Llenar este vacío aislando los genes adaptativos es importante no sólo para discernir la historia evolutiva de los rasgos individuales, sino también para aclarar cómo la selección sobre los fenotipos influencia los cambios genéticos y genómicos.

La naturaleza exacta de la arquitectura genética de la adaptación, el número y el efecto de los cambios genéticos con sus respectivas características adaptativas han proveído desafíos tanto teóricos y empíricos para su estimación. Fisher fue el primero en tratar este tema teóricamente a través de su “modelo geométrico” de los cambios fenotípicos y adaptación, concluyendo que la probabilidad para que una mutación sea adaptativa es casi el 50% para las mutaciones de pequeños efectos infinitesimalmente y casi cero para las mutaciones de efectos muy grandes. Fisher y otros utilizaron estos resultados para sostener que la adaptación ocurre con la acumulación de muchas mutaciones beneficiosas de pequeños efectos. Posteriormente Motoo Kimura (1983) desafió los resultados de Fisher, observando que el índice o tasa de sustitución de las mutaciones ventajosas bajo selección positiva no es solo dependiente de la probabilidad que una mutación sea ventajosa, sino también de la probabilidad de la fijación de la mutación. Propuso que, en relación a las mutaciones de mayor efecto, las mutaciones de menor efecto son más probables de ser beneficiosas, pero menos probables de ser fijadas en una población. Los resultados de Kimura apoyaron las mutaciones de efectos intermedios como la clase mutacional más probable de ser la base de las adaptaciones.

Recientemente, los investigadores han intentado modelar la base genética de la adaptación centrándose en el ADN o la evolución de la secuencia de proteínas. Estos estudios han proporcionado la evidencia para una pequeña cantidad de cambios de la secuencia que ocurrían durante la evolución adaptativa de un gen (Gillespie, 1991), así como el sustento para el incremento relativamente grande de la progenie fértil después de la sustitución de una mutación beneficiosa. Resultados empíricos, principalmente de los experimentos de mapeo de los rasgos cuantitativos (QTL), han sido en gran parte consistentes con las predicciones teóricas. Los experimentos de mapeo de los QTL, han mostrado que el número y efecto de los *locus* que controlan los rasgos adaptativos de las características de la planta son variables en cualquiera de los QTL detectables desde un par hasta muchos *locus*.

Para un genetista evolutivo existe otra manera más sencilla de distinguir entre selección y adaptación. Se conoce bastante del primero pero muy poco acerca del último. Muchas preguntas importantes acerca de las bases genéticas de la adaptación aún permanecen sin respuesta. ¿La mayoría de las adaptaciones implican nuevas mutaciones o implican una variación genética permanente? ¿La mayoría de las adaptaciones implican solos genes de grandes efectos fenotípicos (genes "mayores")? ¿Si eso es así, podemos decir algo acerca del efecto esperado de estos genes mayores? ¿Podemos describir la distribución de los efectos fenotípicos entre las mutaciones que son sustituidas durante un típico caso de adaptación? ¿Cómo cambia la capacidad genotípica cuando una población se acerca a un óptimo? Por ejemplo, ¿Las poblaciones evolucionan rápidamente al principio y luego más lentamente? ¿Debido a que las mutaciones aleatorias son más probables de ser deletéreas en organismos complejos que en organismos sencillos, se adaptan los organismos complejos más lentamente que los organismos sencillos?

Estas preguntas tienen dos cosas en común. Primero, que son importantes. Efectivamente, están entre las preguntas más sencillas y obvias que pueden ser planteadas a través de los cambios de la evolución darwiniana fundamental. Segundo, ellas no han sido contestadas por la teoría evolutiva tradicional. De hecho, el problema más profundo es que no son aun preguntadas por la teoría evolutiva tradicional. A pesar de este vacío teórico, los genetistas evolutivos experimentales han comenzado a explicar varias de las preguntas citadas anteriormente. Estos estudios y las respuestas, a veces sorprendentes, han vigorizado tentativas para elaborar una teoría matemática de adaptación. Modelos recientes de adaptación parecen explicar exitosamente ciertas pautas cualitativas que caracterizan la evolución morfológica en animales y plantas, así como patrones que caracterizan el incremento de la capacidad genotípica de la progenie en microbios. Aunque este éxito es alentador, el trabajo futuro debe determinar si la presente teoría puede explicar los datos genéticos cuantitativamente.

Micromutacionismo. Inicialmente el primer punto de vista de la base genética de adaptación fue premendeliano. Esta opinión, la cual enfatiza la extrema gradualidad de la evolución fenotípica, se inició con el mismo Charles Darwin, quien sostuvo que "la selección natural puede actuar solamente obteniendo ventaja de las variaciones sucesivas mínimas; estas nunca pueden dar un salto, sino deben avanzar por pasos más cortos y más lentos". Aunque Darwin no tuviera la comprensión clara de la naturaleza de la herencia (más exactamente, tuvo un entendimiento inexacto de ella), concluyó que la base heredable de la evolución adaptativa fue extremadamente bien definida. Después de todo, la adaptación precisa es posible sólo si los organismos llegan a quedarse en sus ambientes en reiterados

momentos de adaptación. Este punto de vista "micromutacional" de la adaptación han proveído extraordinaria influencia, poniendo la base para la escuela inglesa de evolución biométrica dirigida por Karl Pearson y Walter Weldon. Los biometristas han usado nuevamente nuevos instrumentos estadísticos, tales como la regresión, para analizar la herencia de los caracteres continuos, así como las respuestas evolutivas a la selección.

Este punto de vista micromutacional de adaptación fue desafiada vigorosamente por la creciente escuela mendeliana de genetistas. William Bateson, por ejemplo el más impetuoso y expresivo del mendelismo sostiene que la popularidad del micromutacionismo solamente reflejó las demandas claras mencionadas por los naturalistas, "sugiriendo que los pasos a través de las cuales un mecanismo adaptativo surge son indefinidos e insensibles, todos los problemas adicionales son discutibles". A pesar de tal oposición y de la victoria más grande del mendelismo, el punto de vista del micromutacionismo triunfó entre los evolucionistas aproximadamente en 1930. En gran medida, esta victoria reflejó los esfuerzos de Fisher, el padre de la genética de poblaciones y un defensor incansable del gradualismo darwiniano. Fisher exitosamente fusionó el micromutacionismo con el mendelismo, produciendo un esquema matemático conocido como el modelo infinitesimal. Aunque los modernos evolucionistas tratan el modelo infinitesimal como poco más que una conveniencia matemática (el modelo tiene muchas propiedades atractivas, incluyendo la variación genética aditiva constante bajo selección), existe una cierta evidencia de que Fisher fue más lejos y consideraba el punto de vista infinitesimal como una aproximación razonable a la realidad biológica.

A pesar de que los puntos de vista científicos son simplificaciones de la naturaleza, el enfoque micromutacional tuvo el efecto desafortunado de excluir clases enteras de preguntas del estudio empírico. Hay poca razón, después de todo, para hacer preguntas no triviales acerca de los genes que sustentan la adaptación, si uno asume que hay miles de ellos, cada uno con pequeños y efectos intercambiables en el fenotipo.

En los años ochenta, dos nuevos enfoques experimentales fueron desarrollados y por último permitieron la colección de datos rigurosos en la genética de la adaptación: el análisis del **mapeo de características cuantitativas (QTL)** y la **evolución experimental microbiana**. En el análisis de QTL, las bases genéticas de las diferencias fenotípicas entre poblaciones o especies pueden ser analizadas utilizando una serie grande de marcadores moleculares mapeados. Por ejemplo, en el trabajo de evolución microbiana, estos microbios son introducidos en un nuevo ambiente y su adaptación a este ambiente es permitido; instrumentos genéticos y moleculares entonces permiten la identificación de algunos o todos los cambios genéticos que sustentan esta adaptación. Los resultados de

ambos enfoques sorprendieron: la evolución a menudo implicó cambios genéticos de efectos relativamente grandes y, por lo menos en algunos casos, el número total de cambios parecen ser modestos. Estudios microbianos revelaron aún más que los cambios genéticos que ocurren inicialmente en la adaptación a menudo tienen efectos más grandes de la capacidad genotípica que aquellos que ocurren posteriormente, y que la evolución adaptativa paralela es sorprendentemente común.

Evolución genotípica. Los modelos de evolución a nivel molecular suelen no contemplar los efectos que las mutaciones tienen sobre el fenotipo, exceptuando el efecto neto sobre la adecuación biológica. El modelo geométrico de Fisher es una excepción al respecto y en los últimos años se ha incrementado notablemente su desarrollo, así como el número de publicaciones que lo utilizan para abordar variados problemas en la biología evolutiva.

El modelo tiene dos formas, una con un formalismo geométrico y la otra con una analogía de microscopio. En su modelo, Fisher sostiene que el funcionamiento del microscopio es análogo con la aptitud de un organismo. El rendimiento del microscopio depende de las posiciones de las diferentes perillas, las cuales se manipulan con los correspondientes movimientos de distancias y orientaciones de varios lentes, mientras la aptitud de un organismo depende del estado de los varios caracteres fenotípicos como el tamaño del cuerpo, el largo, longitud del pico, etc. En el incremento en la aptitud de un organismo hecho por cambios aleatorios luego existe analogía con el intento de mejorar el rendimiento de un microscopio con cambiar las posiciones de las perillas aleatoriamente.

Fisher señaló que cuanto menor es el efecto, mayor es la probabilidad de que un cambio sea beneficioso. En un extremo, los cambios con un efecto infinitesimalmente pequeño tienen un 50% de posibilidades de mejorar la aptitud del organismo y que a medida que aumenta su tamaño, la probabilidad disminuye exponencialmente; relación también conocida como *Ley de Fisher*. Este argumento llevó a la posición generalizada de que la evolución procede de pequeñas mutaciones.

Dado su papel como padre del modelo infinitesimal, es sorprendente enterarse que Fisher también presentó el primer modelo de adaptación que permitió que las mutaciones individuales tuvieran diferencias en el tamaño de los efectos fenotípicos. En *La Teoría Genética de la Selección Natural*, Fisher ofreció su llamado modelo geométrico como una tentativa explícita para captar los "requisitos estadísticos de los aspectos" de adaptación. En este modelo, un organismo está representado como un conjunto de caracteres fenotípicos, cada uno medido en un eje cartesiano y cada uno de ellos teniendo un valor óptimo en el ambiente presente (ver Figura 8).

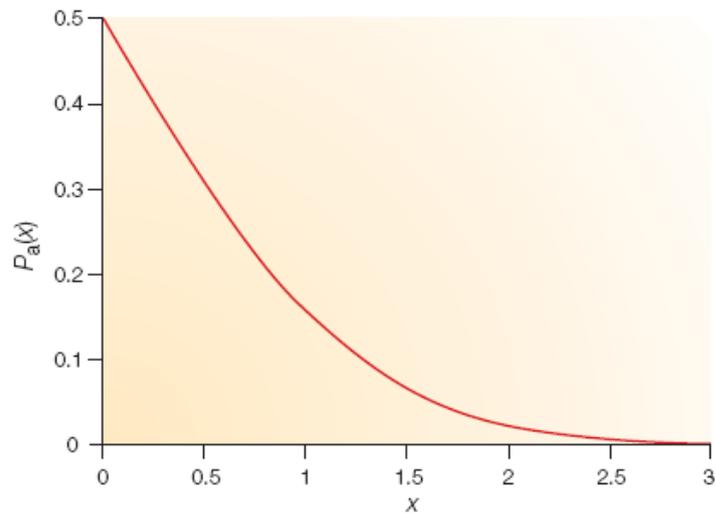


Figura 8. $P_a(x)$ = probabilidad de una mutación aleatoria de un tamaño fenotípico dado; x =adaptación de la población

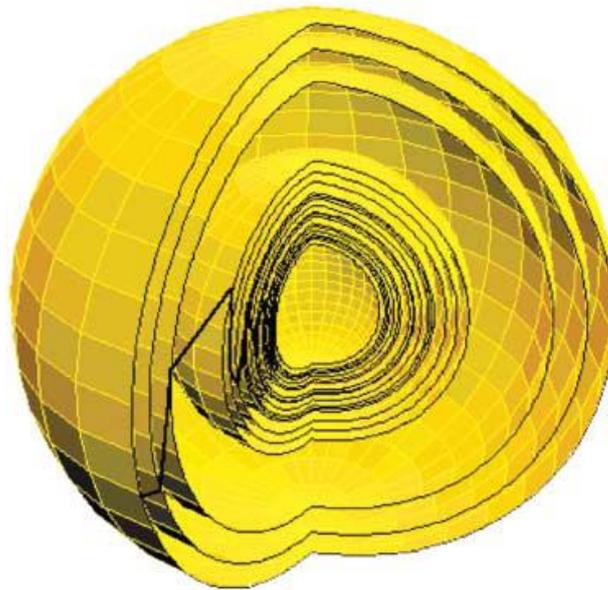


Figura 9. Modelo de adaptación geométrica de Fisher. La figura solo considera tres caracteres. La población se inicia sobre la superficie de la esfera, y por sucesiones, y por la sustitución de mutaciones beneficiosas (vectores rojos), evoluciona hacia el grado óptimo fenotípico dirigiéndose al centro de la esfera. Las mutaciones que son sustituidas llegan a ser más pequeñas sobre el promedio mientras la población se acerca al óptimo.

A causa de un cambio ambiental reciente, la población cae del óptimo; entonces el problema para la adaptación es regresar al óptimo. La esencia de la evolución darwiniana es que las poblaciones deben procurar este regreso produciendo mutaciones que son aleatorias con respecto a la necesidad del organismo, esto es, aquellos que tienen dirección aleatoria en el espacio fenotípico. Crucialmente, algunas de estas mutaciones pueden ser más grandes que otras.

Fisher usó su modelo geométrico para hacer una pregunta simple, ¿cuál es la probabilidad que una mutación al azar de un tamaño fenotípico dado sea beneficioso? Fisher demostró eso, aunque las mutaciones infinitesimalmente pequeñas aprovechen de un 50% de posibilidad de ser beneficiosas, esta probabilidad caerá “a valores excesivamente pequeños” con el aumento del tamaño mutacional (ver Figura 8). Fisher por lo tanto concluyó que mutaciones muy pequeñas son la base genética de la adaptación, una conclusión que fue extraordinariamente influyente, citada por casi todos los fundadores de la síntesis moderna.

Irónicamente, aunque Fisher ofreciera el primer modelo sensato de adaptación, la única pregunta que él hizo suprimió todo el interés adicional en el modelo. Su respuesta, después de todo, sugirió que el micromutacionismo es plausible y que uno puede, por lo tanto, estudiar a través de la adaptación basada en la genética cuantitativa infinitesimalmente. Para hacerlo doblemente irónico, Fisher erró aquí y su conclusión (aunque no su cálculo) fue inconsistente. Desafortunadamente, su error sólo fue detectado medio siglo más tarde, por Motoo Kimura, quien indicó que para contribuir a la adaptación, las mutaciones deben de ser más que beneficiosas, capaces de escapar de la pérdida accidental cuando sea raro y las mutaciones de efectos más grandes son más probables de escapar de tal pérdida. Tomando ambos factores en consideración, Kimura concluyó que las mutaciones de tamaño intermedio son las más probables de contribuir a la adaptación, una conclusión que hizo curiosamente poco para contener el entusiasmo de los micromutacionistas.

Sin embargo, a finales de los noventa, se ponía de manifiesto que la conclusión de Kimura no era tampoco lo que primero parecía. Aunque Kimura derivara la distribución de tamaños entre mutaciones que son usadas en un paso particular en la adaptación, éste no es el mismo como la distribución de mutaciones que son sustituidas a través de una interacción integra de adaptación, una interacción puede involucrar muchos pasos. Usando una combinación de una teoría analítica y de una simulación en la computadora, se ha demostrado que el tamaño de la distribución de las mutaciones sustituidas en una interacción integra de adaptación es casi exponencial. La adaptación del modelo de Fisher por lo tanto implica algunas mutaciones de efectos fenotípicos relativamente grandes y de muchos efectos relativamente pequeños. La adaptación por lo tanto se caracteriza por un patrón de retorno disminuido, las mutaciones de grandes efectos son típicamente sustituidas inicialmente de aquellos efectos posteriores más pequeños. Estos resultados parecen ser razonablemente robustos a las asunciones sobre la forma exacta de la función

de la aptitud genotípica y del tamaño de la distribución mutacional proporcionados a la selección natural.

Actualmente las técnicas moleculares para identificar la base genética de los caracteres cuantitativos se vienen aplicando recientemente a los sistemas naturales. Con todo, todavía hay pocos estudios empíricos de las poblaciones naturales para resolver la discusión sobre la base genética de la adaptación, y es por lo tanto importante identificar los sistemas donde tanto la base genética y la significación ecológica de las características adaptativas pueden ser identificadas. Por eso, una variedad de métodos existen para trazar los genes implicados en las adaptaciones de las plantas. Típicamente los métodos usados para trazar estos genes intentan detectar la selección natural en el nivel molecular o encontrar asociaciones estadísticas entre los polimorfismos y los rasgos adaptativos. Estas técnicas atraviesan muchos niveles de escala genómica y se pueden utilizar para conectar rasgos adaptativos con los genes específicos y los polimorfismos (ver Figura 10). Las tecnologías para estudiar la expresión de genes se está convirtiendo en una herramienta adicional para trazar los genes adaptativos de las plantas, especialmente los que exhiben polimorfismos de la presencia/ausencia en la naturaleza. Los principales métodos que se vienen usando son la detección de la selección a partir de datos moleculares, el mapeo genético de los genes adaptativos de las plantas y la expresión génica.

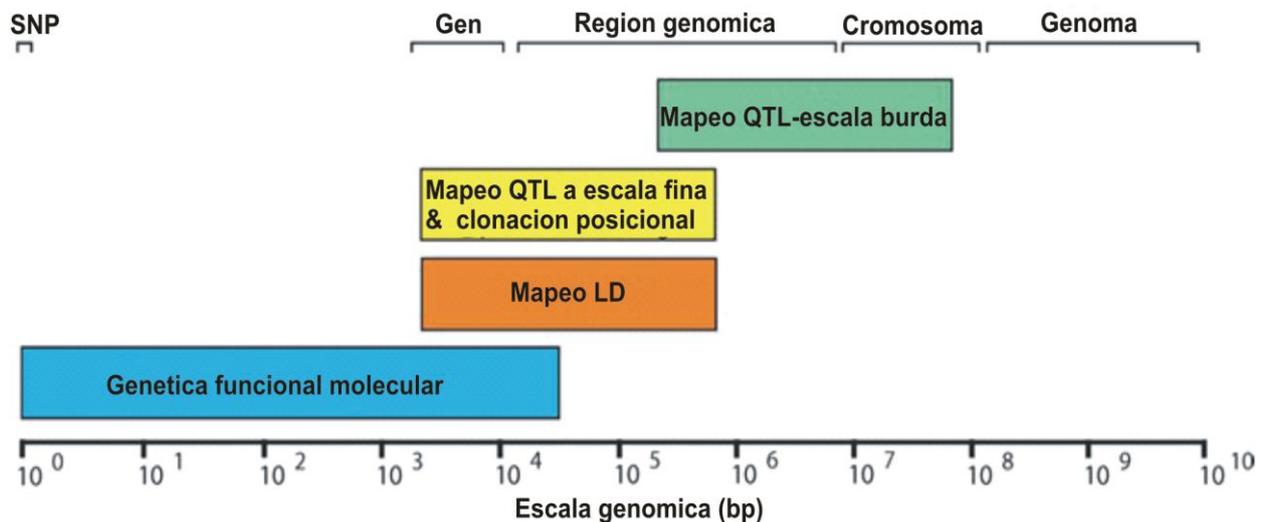


Figura 10. Escala genómica de diferentes métodos genéticos para aislar genes implicados en las características adaptativas. La combinación de métodos genéticos es el enfoque exitoso más probable en la conexión de características adaptativas a genes específicos.

GENES ADAPTATIVOS Y EVOLUCIÓN GÉNICA

Cambios dramáticos en los fenotipos asociados con la domesticación no son sólo importantes como ejemplos evolutivos; éstos tienen grandes consecuencias económicas y

sociales. Existe un interés sustancial en descubrir los genes y los mecanismos genéticos que contribuyen a los cambios fenotípicos asociados con la domesticación, porque su identificación puede facilitar la manipulación de las características a través de estrategias modificadas de cultivo. Existen dos enfoques para este objetivo, tal como puede apreciarse en la siguiente figura.

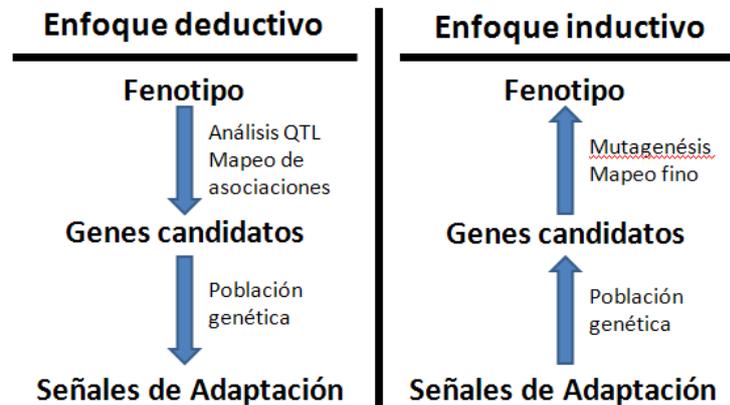


Figura 11. Esquema de la jerarquía fenotipo-genotipo representada por enfoques o cambios desde el fenotipo hasta los genes implicados en la adaptación y desde el nivel de genes hasta el fenotipo.

Primer enfoque:

Desde el fenotipo hacia los genes implicados: Mapeo QTL y LD. Este enfoque empieza con un fenotipo de interés y usa análisis genéticos para identificar los genes candidatos como el mapeo de *locus* de las características cuantitativas (QTL) y el desequilibrio de ligamiento (LD) (Fig. 10, izquierda). Hasta la fecha, todos los éxitos en identificar los genes involucrados en los cambios adaptativos durante la domesticación se han originado de estrategias deductivas, a partir del fenotipo y usando análisis genéticos para descubrir las regiones genómicas y eventualmente los genes candidatos responsables del fenotipo de interés. El método más exitoso para encontrar estos genes ha sido el mapeo QTL, pero la asociación o los métodos de mapeo del ligamiento de desequilibrio han ganado favorablemente y rápidamente en la comunidad de la genómica vegetal.

Mapeo QTL. Dado un rasgo de interés, el mapeo QTL fue el primer método (y es todavía el más ampliamente usado) disponible para localizar las bases genéticas de un rasgo. El mapeo QTL ha llevado a todos los éxitos importantes en la identificación y clonación de genes de los rasgos de la domesticación. Los ejemplos mejor conocidos vienen del tomate y el maíz. A mediados de los ochenta Paterson y colaboradores iniciaron los análisis QTL de la masa del fruto en una cruce entre el tomate silvestre y domesticado, localizando seis QTL. Con grandes esfuerzos de mapeo, se pudo aislar una región que comprende al QTL principal responsable del tamaño y peso del fruto, *fruitweight 2.2*

(*fw2.2*). También se demostraron los efectos fenotípicos de *fw2.2* con análisis transgénicos. Aproximadamente en el mismo tiempo Doble et al., (1990, 1991) mapearon las diferencias en la arquitectura de la planta y la productividad de la planta entre el maíz y su ancestro silvestre, *teosinte*. Subsiguientes mapeos y los análisis de las mutaciones condujeron al aislamiento de los genes principales que gobiernan las diferencias fenotípicas entre el maíz y el *teosinte*, incluyendo al *tb1*, un gen que controla la ramificación lateral, y el *teosinte glume architecture* (*tga*), los cuales contribuyen a las diferencias en la arquitectura de la inflorescencia. Es muy satisfactorio que los alelos que influyen en el tamaño del fruto del tomate o la estructura de la inflorescencia en el maíz hayan evolucionado como adaptaciones hacia la domesticación; aunque la evidencia genética disponible no habla de una historia de selección.

Estos éxitos resaltan el valor de la técnica QTL, pero el método no está exento de sus limitaciones. Puede, por ejemplo, ser difícil desarrollar mapeos poblacionales para los cultivos perennes, autógamos y vegetativamente propagados. Así, algo de quince cultivos de la tabla 1, como los plátanos y palmeras arbóreas, son intratables para el estudio por la técnica QTL. Es también importante recordar que los resultados de análisis QTL a menudo depende del ambiente así como también de las líneas parentales usadas en la cruce. La cautela es por eso la garantía en interpretar la generalidad de los QTL, especialmente en los casos de domesticación múltiple o adaptación local.

Hay también numerosos temas estadísticos, lo más importante de los cuales es el poder limitado para estimar exactamente el número y tamaño de los QTL, una observación que ha llegado a conocerse como el **efecto Beavis**. Aunque esta limitación no ha resultado ser problemática para hacer clonación de genes de grandes efectos fenotípicos, poseer poder estadístico es una preocupación mayor para más rasgos cuantitativos, clásicamente como el tamaño, peso, o el rendimiento que son similarmente determinados por un número grande de QTL de efectos fenotípicos más pequeños, y la preocupación estadística llega a ser aún más problemática para la estimación de fenómenos complicados como la epistasis.

Los estudios QTL han proveído y continuarán proveyendo utilidades considerables para identificar los genes y regiones genómicas que contribuyen a los fenotipos de interés. Además, las tasas en las cuales tales genes están identificados continuarán incrementándose como datos genómicos llegando a estar disponibles para más especies; este incremento es ya evidente por las publicaciones que este último quinquenio ha proveído, los cuales presentan una explosión del aislamiento de genes contribuyendo con las diferencias principales del fenotipo entre domesticados y sus ancestros silvestres. Aunque no solamente son atribuibles a las técnicas QTL, los genes aislados en el 2006

incluyeron dos genes de dehiscencia en el arroz, un gen del color de la semilla del arroz, y un gen de la senescencia del trigo que afecta el contenido nutritivo. Aun así, sólo un puñado de genes han sido aislados por estas técnicas, y la producción total ha sido sorprendentemente pequeño dado las grandes cantidades de dinero y el capital humano invertido en los estudios QTL, además de la importancia económica y social de un número relativamente pequeño de plantas (Tabla 1). Además, los genes aislados hasta la fecha son genes de efectos muy grandes. Sustancialmente más esfuerzo probablemente será requerido para identificar y clonar genes de efectos más pequeños.

Mapeo de desequilibrio de ligamiento (LD). Con la esperanza de vencer algunas de las limitaciones del análisis QTL, los investigadores botánicos se han movido hacia el mapeo LD como una manera adicional para identificar regiones genómicas que contribuyen al fenotipo. En la práctica, el mapeo LD puede ser separado en dos tipos, cada uno centrado en un nivel diferente de análisis genético. Primero, la mayoría de las técnicas QTL tiene la intención de identificar la variación amplia en el genoma que se asocia con la variación del fenotipo. Esto requiere medidas de variabilidad genética con marcadores que representen la mayor parte del genoma y pruebas de fenotipo-genotipo asociadas a cada marcador. Segundo, tipo de análisis de asociación que trata de definir claramente la mutación genética causativa (s) que influencia el fenotipo; estos últimos estudios típicamente enfocan la atención sobre la variación en uno o pocos genes candidatos en vez de genomas completos. La principal ventaja del mapeo LD es que este puede contar con muestras poblacionales; no hay necesidad de cruza y la producción de grandes números de progenies. Éste es un beneficio obvio para el estudio de bananos, palmas, u otras especies perennes longevas (Tabla 1) y en general permiten estudios de procedimientos más rápidamente. Además, la muestra poblacional puede contener mucho más información de la meiosis (todos aquellos que han ocurrido en la historia evolutiva de la muestra) que un mapeo QTL tradicional de la población. Como consecuencia, el fenotipo de interés puede ser asociado con un segmento cromosómico mucho más pequeño que en una población QTL, en teoría proveyendo una resolución de mapeo más grande.

Así como los métodos QTL hay sin embargo varias características de diseños experimentales que se necesita para ser consideradas con cuidado al emprender el mapeo LD. Primero, para distinguir las asociaciones verdaderas del ruido estadístico requiere tamaños de muestra grandes, tanto para la resolución estadística y para corregir múltiples pruebas. Aún con tamaños de muestras grandes, los investigadores podrían asumir que los efectos de las mutaciones individuales son aditivas; pruebas para interacciones de epistasis entre cientos de marcadores exacerba aún más el problema de múltiples pruebas. Una

forma para reducir este problema es probar las asociaciones entre fenotipos y haplotipos (o "bloques de haplotipos") antes que marcadores individuales. Pero a menos que los haplotipos puedan ser inferidos experimentalmente, como en los taxa-autógamos de cebada y arroz, la inferencia computacional necesaria de haplotipos puede proveer un impedimento para este enfoque. Otro desafío del diseño es el origen de la muestra. La estructura geográfica u otros patrones de la *panmixis* pueden dar como resultado asociaciones falsas en las que un genotipo es asociado con una región geográfica antes que un fenotipo. Esto llegaría a ser especialmente problemático para fenotipos que varían entre regiones geográficas, tales como el tiempo de floración o la sensibilidad al fotoperiodo. Muchos cultivos importantes (cebada, arroz, y soya) son derivados de poblaciones silvestres con estructura geográfica extensa. Esta estructura a menudo es también reflejada en las especies domesticadas, especialmente en casos que implican domesticaciones independientes múltiples. Desafortunadamente, para muchos de los cultivos se tiene poca información sobre la ubicación de la domesticación o la estructura poblacional en poblaciones silvestres. Las excepciones visibles son el arroz, maíz, cebada, y trigo, cuyas historias de domesticación están llegando a ser más claras. Los estudios de las enfermedades humanas sugieren que la investigación básica sobre la historia demográfica y la estructura poblacional será crucial en el éxito del mapeo LD en plantas.

A pesar de los inconvenientes como en cualquier técnica, el mapeo LD ha tenido algunos éxitos. En un ejemplo preliminar exitosamente se enlazó la variación fenotípica en la calidad de malta en la cebada a la variación del haplotipo en el gen β -amilasa 2, un *locus* involucrado en la hidrólisis del almidón. Las diferencias en la región de la codificación de la β -amilasa 2 de la cebada afecta la termoestabilidad de la enzima, y los polimorfismos nucleotídicos simples (SNP) para determinar el genotipo confirmó que las variedades cultivadas con alta calidad de malta y la enzima de alta termoestabilidad comparten un haplotipo común.

La historia, la adaptación, y la genética de poblaciones. Se requiere arduo trabajo para aislar un gen candidato de una característica particular, pero una asociación fenotipo-genotipo no es garantía de que el rasgo o el gen candidato hayan sido históricamente importantes o sea una adaptación. Esto es tentador para concluir que las diferencias fenotípicas observables son capaces de adaptación, especialmente en organismos domesticados donde la selección es fuerte y la dirección de selección puede ser conjeturada. Sin embargo, muchas de las diferencias entre domesticados y sus progenitores no pueden ser adaptativos, por lo menos en una perspectiva humana; por ejemplo, la disminución QTL respecto al contenido proteínico en el trigo y el tamaño de

semilla en el girasol son improbables de haber sido seleccionados directamente durante la domesticación.

Un número de procesos alternativos pueden explicar las asociaciones fenotipo-genotipo observadas, incluyendo la deriva genética, la selección de una característica correlacionada, la pleiotropía, o aún la selección natural que trabaja en oposición a la selección antropogénica. Por lo tanto conviene intentar probar la hipótesis de adaptación antes que asumir que esto es verdad. Para comprender el proceso de adaptación durante la domesticación, se debe considerar primero la historia genética asociada con la domesticación. La domesticación de todas las plantas llevó a una reducción en la diversidad genética, por tanto todos los genes en cualquier proceso de domesticación de una planta tiene necesariamente una historia que incluye un evento demográfico reciente, el cuello de botella asociado con la domesticación (ver Figura 12). La subdivisión poblacional en los ancestros silvestres, la introgresión progresiva entre el cultivo y sus parientes silvestres, y los eventos de domesticación múltiples también pueden tener impactos demográficos. Los genes importantes para la domesticación fueron también sujetos a la selección consciente o inconsciente direccional, experimentando una reducción en la variación superior e inferior asociada con algún evento demográfico. El nivel de diversidad que queda en un *locus* dado en un domesticado se espera que sea inversamente proporcional a la importancia adaptativa del *locus* durante la domesticación. Así, los genes mayores que contribuyen a los rasgos agronómicos importantes pueden carecer enteramente de variación.

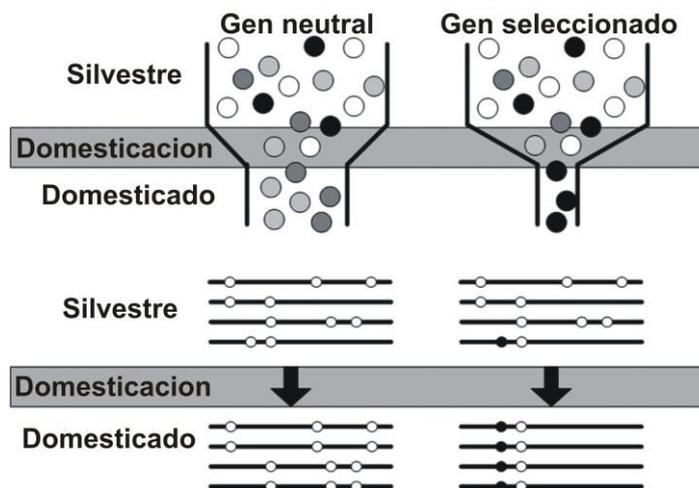


Figura 12. Representación esquemática del cuello de botella de una población y su efecto en un gen neutral y un gen seleccionado. En la parte superior, los círculos sombreados representan la diversidad genética. El cuello de botella reduce la diversidad en genes neutrales, pero la selección disminuye la diversidad en adelante causada solamente por el cuello de botella. En la parte inferior se observa la secuencia de haplotipos de estos dos genes hipotéticos. El gen neutral pierde varios haplotipos por el cuello de botella a través de la domesticación, pero el gen seleccionado es dejado solo con un haplotipo conteniendo el sitio seleccionado.

Segundo enfoque

Desde los genes implicados en la adaptación hacia el fenotipo. Usa análisis de poblaciones genéticas para identificar los genes potencialmente adaptativos y luego confiar en la bioinformática y herramientas de reversión genética para conectar los genes candidatos con el fenotipo. Este enfoque comienza identificando genes con las “señales” de adaptación usando poblaciones genéticas y luego hace uso de una serie amplia de instrumentos genéticos para identificar los fenotipos en los que estos genes contribuyen. Este enfoque inductivo es relativamente nuevo, y muchas de las metodologías aún vienen desarrollándose, pero se piensa que tienen el poder para revolucionar la genética de las plantas cultivadas.

De gen a fenotipo a través de la genética molecular. El inconveniente más grande de este enfoque es que los genes candidatos no son asociados con un fenotipo. Teóricamente esto puede ser rectificado utilizando una serie de instrumentos genéticos disponibles para muchas especies modelo. Para las primeros cinco especies de la Tabla 1, por ejemplo, varios instrumentos genómicos existen para ayudar a conectar un gen candidato a un fenotipo: bases de datos ESTs (bdEST es una división de Bancos Genéticos que contienen secuencia de datos y otras informaciones sobre secuencias ADNc, o *Marcadores de secuencias expresadas*, de un número de organismos, microarrays, y datos de expresión genética; dirigidos a líneas de mutagénesis; mapas genéticos; y sucesiones parciales o completas del genoma. Para cultivos modelo como el maíz y arroz, metodologías genéticas inversas han sido transformadas en la aplicación de métodos de alto rendimiento para el análisis de muchos genes. El vínculo del gen al fenotipo para especies no modelos, sin embargo, puede ser desalentadora.

Aunque el análisis de alto rendimiento de fenotipos sea una posibilidad lejana para muchas especies de la Tabla 2, la bioinformática y las técnicas genéticas inversas estándar todavía pueden proporcionar una recompensa de información con respecto a los fenotipos posibles. Para muchos cultivos sin recursos genéticos extensos, la información valiosa sin embargo puede ser recolectada de análisis genómicos comparativos de la función genética o la expresión de especies relacionadas. En el peor de los casos la bioinformática comparativa puede proporcionar la comprensión de las clases generales de genes, ofreciendo información potencial sobre el papel que el gen ha jugado durante la domesticación. Asimismo, muchos métodos genéticos inversos estándar tales como la interferencia de ARN y los métodos transgénicos pueden llevar hacia una pista clave en cuanto a la función del gen.

CAPÍTULO III

DOMESTICACIÓN COMO UN PROCESO

La domesticación es el resultado de un proceso coevolutivo en el cual la selección humana ha impreso una presión sobre los fenotipos de las poblaciones vegetales dando como resultado cambios en los genotipos de dichas poblaciones que han permitido conducir a incrementar la adaptación de las plantas hacia el cultivo en beneficio del hombre.

La domesticación es la única forma de mutualismo que se desarrolla entre una población humana y una población vegetal o animal, y tiene ventajas ampliamente selectivas de ambas partes. Lo que lo diferencia de otras relaciones mutualistas exitosas es el papel de la acción sostenida humana en la propagación y cuidado de plantas y animales dentro del contexto antropogénico de la domesticación. El hombre incrementa la adaptación genética de poblaciones específicas interviniendo sobre ellas en sus ciclos biológicos y facultándolas para aumentar en número y expandir su rango y hábitat mucho más allá de los de sus progenitores silvestres. Aunque la domesticación inicial pudo haber jugado sólo una parte pequeña en la economía de las sociedades que aún estaban basadas mayormente en la caza y recolección, ésta proporcionó un efecto amortiguador en contra de los factores ambientales inciertos para así tener una base más segura y previsible de subsistencia, que, a su vez, posibilitó a las sociedades humanas a crecer en tamaño y expandirse a nuevos ambientes más desafiantes.

La domesticación de plantas cultivadas no es un acontecimiento instantáneo en el cual una planta silvestre es repentinamente transformada en una especie domesticada. Sino, más bien es un proceso acumulativo marcado por cambios sobre ambos lados de la relación mutualista, mientras ambas poblaciones, con el paso del tiempo, llegan a incrementar su interdependencia. Además, el proceso de domesticación invariablemente no sigue la misma trayectoria de desarrollo sino que está diferencialmente conformada por los particulares perfiles biológicos y de comportamiento de las especies de interés y por el contexto cultural de las sociedades humanas involucradas. Para rastrear este proceso de las diferentes especies domesticadas y diferentes sociedades humanas, hay que determinar qué indicadores genéticos, morfológicos y de comportamiento son apropiados para distinguir diferentes puntos a lo largo de una relación mutualista particular como la que se ha desarrollado con las plantas cultivadas. Reconocer estos indicadores que pueden ser usados para rastrear el proceso de domesticación de diferentes especies de interés y cómo estos están relacionados con el proceso de domesticación requiere un rango de avances analíticos y diversas perspectivas disciplinarias en la biología y la arqueología.

A diferencia de los grupos de plantas silvestres, la generación de grupos o razas de plantas cultivadas estuvo asociada a la intervención, dirección e influencia de los grupos

humanos en su fase de cazadores-recolectores durante la transición a la agricultura. El gran cúmulo de conocimientos que estos grupos humanos reunieron durante esta fase respecto a su entorno, a la ecología, distribución y estacionalidad de los grupos de plantas o animales que eran de su interés y utilidad, los condujeron a aprovechar aquellas especies que contribuyeron a su sustento y mantenimiento.

Los esfuerzos por conocer cómo se llevaron a cabo estos procesos condujeron a definir que existen dos tipos de selección que operan sobre las plantas (y se complementan uno con el otro) cuando las plantas silvestres son introducidas bajo domesticación. Pero aún sigue siendo discutido si esta selección de las plantas cultivadas se realizó conscientemente por el hombre o si fue un fenómeno inadvertido (inconsciente) como un subproducto del cultivo de la planta por el hombre.

SELECCIÓN INCONSCIENTE

Los que proponen la selección inconsciente, sostienen que los primeros agricultores posiblemente no pudieron haber previsto, o posiblemente empezaron a seleccionar específicamente los cambios marcados del fenotipo que eventualmente se dieron durante la domesticación. Estos cambios han sido tan pronunciados que los taxónomos frecuentemente han clasificado progenitores silvestres y descendientes domesticados en diferentes especies o géneros. Dados estos cambios marcados, los defensores de la selección inconsciente sostienen que los primeros agricultores no pudieron haber empezado a hacer una selección específicamente para estos cambios.

Esta selección inconsciente fue causada por el hecho de que las plantas o animales preferidos fueron transportados de su hábitat silvestre original, para ser ubicados en un nuevo y totalmente diferente hecho por el hombre. El cambio en la ecología causó automáticamente cambios drásticos en la presión de selección. En respuesta a la introducción de las plantas silvestres dentro de un ambiente antropogénico, su descendencia perdió numerosas adaptaciones vitales para la supervivencia en un estado natural y por tanto desaparecieron. Los nuevos rasgos fueron *automáticamente* seleccionados, que resultaron en la reconstrucción de las características del síndrome de la domesticación (ver Capítulo IV) en cada ajuste en el sistema específico agrícola, hortícola o de labranza proveído por el domesticador.

Los agrónomos, cultivadores, y evolucionistas vegetales están bien informados de la selección consciente y del impacto que la presión de selección ha tenido sobre la evolución de las plantas cultivadas. De hecho, la práctica de la selección consciente, ayudó a la

modificación de variedades de plantas de acuerdo a estándares predeterminados, fue empleada extensamente en la agricultura tradicional mucho tiempo antes del nacimiento de la genética como una ciencia. Las actividades tales como la selección de individuos atractivos, y su uso para obtener semillas para sembrar la próxima generación (en cereales) o escogiendo individuos superiores para la clonación (en árboles frutales, bulbos, y tubérculos), fueron aparentemente parte del estilo de la vida agraria, y parte de su historia de las primeras etapas en adelante.

Por el contrario, la selección inconsciente, debido a que opera sin la intervención humana, es muy probable que recibiera mucho menos atención. En libros de texto que introducen la evolución, la botánica, o la agronomía, e incluso en muchas de las publicaciones más específicas que cubren la evolución bajo domesticación, esta clase de selección con frecuencia es cubierta insuficientemente, está mal definida, o totalmente dejada de lado, aunque en los últimos cincuenta años varios evolucionistas de las plantas cultivadas han llegado a apreciar el papel central de la selección inconsciente en la formación de los cultivos bajo domesticación.

Charles Darwin fue el primero que acuñó el término *selección inconsciente* en *El Origen de las Especies* (1859), y expandió aún más este concepto en *La variación de animales y plantas bajo domesticación* (1882). Sin embargo, su concepto de selección inconsciente fue algo diferente de lo que este término significa hoy. Tal como ha sido discutido por Rindos (1984), la selección inconsciente de Darwin significó primero la falta de intención por el domesticador para alterar el cultivo. Sin embargo, Darwin no explicó cómo trabaja esta selección, y no consideró el impacto de los cambios en la ecología y en el manejo. Sin embargo, el rol de la selección inconsciente y la evolución de las plantas cultivadas ha sido evaluado por varios autores: Darlington (1963, 1973), Zohary (1969, 2004), Harlan et al., (1973), Heiser (1988). Ahora, es ampliamente aceptado que este tipo de selección formó muchos de los rasgos que caracterizan a las plantas bajo domesticación, y hace posible distinguir de sus parientes silvestres. Realmente esta técnica ha sido considerablemente apoyada por los evolucionistas de las plantas cultivadas en su reconstrucción de la evolución de los cereales, legumbres, hortalizas, árboles frutales, tubérculos y bulbos.

Para evaluar algunos de los principales cambios en el ambiente al que fueron expuestos los progenitores silvestres, una vez que estuvieron fuera de sus hábitat naturales y llegar a ser cultivados, trazar parte de los principales cambios en las presiones de selección que pudieran haber sido causadas por este cambio en la ecología, e indicar parte del desarrollo morfológico, fisiológico y cromosómico esperado como parte de la evolución

en respuesta a estos cambios ambientales, es necesario referirse a cuatro aspectos que permitan tener una mejor comprensión de este proceso de selección inconsciente:

1.- Prácticas de mantenimiento y su impacto. Dos maneras principales del mantenimiento de los cultivos han sido tradicionalmente empleados por los agricultores para mantener su cultivo:

a) En los cereales, en numerosas hortalizas y cultivos de leguminosas, y en algunos ornamentales, el cultivador continúa manteniendo sus plantas propagando por semillas, es decir, en la misma forma que sus progenitores se reproducen en estado silvestre.

b) Contrariamente, en la mayoría de árboles frutales, en tuberosas y en la mayoría de bulbosas, numerosos ornamentales, y en algunas hortalizas, la domesticación depende de un cambio de reproducción por semillas (en las silvestres) a una propagación vegetativa (bajo cultivo). La elección entre propagación por semillas y la propagación vegetativa *automáticamente* conjugan en un movimiento de dos cursos de evolución muy diferentes de las plantas bajo domesticación:

- Con muy pocas excepciones (tales como la producción de semillas nucleares en varios cultivos de cítricos y en el mango) el establecimiento de las semillas pueden ser comparados con la reproducción sexual. Por lo tanto, las plantas cultivadas mantenidas en campos de cultivo por semillas experimentan una recombinación y selección cada ciclo de siembra. Consecuentemente tales cultivos han tenido, bajo la agricultura tradicional, centenares (o tal vez miles) de generaciones de ciclos de selección. Estos fueron repetidos y agrupados como: (i) grupos de líneas innatos (en cultivos predominantemente autopolinizadas), o como (ii) distintas razas cultivadas (en cultivos de polinización cruzada). En numerosos cultivos de reproducción sexual, los resultados de tales ciclos repetidos de selección son ciertamente impresionantes. Bajo domesticación, estos cultivos divergen considerablemente de sus progenitores silvestres; y los cultivares se distinguen de sus progenitores silvestres, por los síndromes complejos de los rasgos morfológicos y fisiológicos. En este proceso numerosas adaptaciones vitales para la supervivencia bajo condiciones silvestres se interrumpieron bajo cultivo; y en este proceso muchas especies domesticadas han evolucionado.
- Por el contrario, los cultivos propagados vegetativamente han tenido una historia enteramente diferente de selección. Estos "cultivares" no son verdaderas razas genéticas, sino solo replicaciones o copias clonales de "individuos excepcionales" sobresalientes en las cualidades deseadas de frutos, tubérculos o otras partes del cuerpo, que son por regla general altamente heterocigotos. Inicialmente en la historia

de la domesticación, estos originalmente fueron escogidos de poblaciones silvestres panmícticas, variables y subsecuentemente entre una progenie segregada de cruas espontáneas y/o cruas realizadas por el hombre entre *especies cultivadas* × *clones cultivados*, o *especies cultivadas* × *individuos silvestres*. En las manos de los cultivadores, la propagación vegetativa ha sido un dispositivo poderoso para evadir la segregación genética, y para “fijar” los tipos deseados. Además, mediante el descarte de la reproducción sexual y el invento de la propagación clonal los agricultores fueron capaces de (i) seleccionar individuos raros con características deseadas entre un número grande de plantas variables e inferiores, y (ii) duplicar (clonar) tales tipos superiores para obtener un suministro estable de descendientes genéticamente idénticos. En el caso de árboles frutales y de cultivos bulbosos y tuberosas, éste no es un logro pequeño. Esto se debe a que los cultivos propagados vegetativamente son mayormente de polinización cruzada y extremadamente heterocigotos, la mayoría de individuos obtenidos de plantas con semillas de parentales atractivos (aun la progenie derivada de cultivares comerciales usados hoy en día) son económicamente despreciables. Así, el cambio de plantas con semillas hacia una propagación vegetativa ha sido la solución práctica para “fijar” tipos deseados, asegurando un suministro responsable de plantas genéticamente idénticos. En la mayoría de árboles frutales esta invención hizo posible su cultivo. Esto es aparentemente cierto también en cultivos de bulbosas y tuberosas.

En términos de selección, la domesticación de cultivos propagados vegetativamente es mayormente una operación de un solo paso. A excepción de raras mutaciones somáticas, la selección es completada en el momento en que el clon es elegido. En la agricultura tradicional, el vuelco de clones fue aparentemente lento, particularmente en los árboles frutales perennes. En muchos de los árboles frutales perennes (por ejemplo, la aceituna, la manzana, la palma datilera) el movimiento de clones ha sido relativamente lento. Los genotipos preferidos fueron mantenidos por largas temporadas de tiempo. Así, al contrario de las plantas cultivadas reproducidas sexualmente, los cultivos propagados vegetativamente experimentaron (bajo domesticación) sólo pocos ciclos de recombinación y selección. A diferencia de los cultivos de cereales anuales reproducidos sexualmente, sus "cultivares" no representan verdaderas razas reproductoras, sino clones que, como regla, generalmente se segregan extensamente cuando la progenie es examinada. Significativamente, la gran mayoría de tales progenies segregadas son económicamente consideradas sin valor. Además, ellos a menudo retornan hacia el medio encontrado en las

poblaciones silvestres, mostrando una semejanza sorprendente a las formas silvestres. También en función de sus adaptaciones ecológicas básicas estos permanecen relativamente cercanos a sus progenitores silvestres. Así, el trigo o la arveja las cuales fueron originalmente adaptados a condiciones climáticas mediterráneas (condiciones secas de verano) se desarrollaron durante miles de ciclos de selección sometidos bajo domesticación, en cultivares adaptados a una gran variedad de regímenes climáticos, desde Escandinavia hasta Etiopia y posteriormente en todo el mundo. Por el contrario, la manzana propagada clonalmente aún necesita de un invierno helado, la palma datilera es capaz de fructificar solo en ambientes cálidos y muy secos, y el olivo cultivado ha permanecido como una planta característica del Mediterráneo, no muy diferente de su antepasado silvestre. De hecho, tan precisos son los requisitos climáticos del olivo que los climatólogos lo usan como un indicador confiable para las condiciones mediterráneas.

- El polen y la fertilidad de las semillas (incluyendo la estabilidad del cromosoma en meiosis) son rasgos adicionales en las cuales uno encuentra amplias diferencias entre plantas cultivadas por semillas y sus contrapartes propagadas vegetativamente. En poblaciones de reproducción sexual la fertilidad esta automáticamente asegurada por la selección estabilizadora y las mutaciones que afectan la fertilidad son eliminadas inmediatamente. Como una regla, los cultivares reproducidos sexualmente son totalmente fértiles.

Por el contrario, el cambio de reproducción sexual (en silvestres) a propagación vegetativa (bajo domesticación) trae una drástica distracción - relajación alrededor de la selección estabilizadora que asegura la fertilidad. Bajo tales prácticas de mantenimiento, los clones estériles o semiestériles son tolerados, incluyendo situaciones de desbalance cromosómico tales como triploides, pentaploides, clones aneuploides y otras situaciones cromosómicas meióticamente desbalanceados. De hecho, el polimorfismo cromosómico de los intracultivos es absolutamente común entre cultivos clonalmente propagados.

2.- La elección de la parte de la planta. Diferentes plantas domesticadas son cultivadas por sus diferentes partes morfológicas. Algunas plantas cultivadas son elegidas por sus *partes vegetativas* (raíces, bulbos, hojas, tallos, etc.). En otros, son por las *partes reproductivas* (flores, frutos, semillas) que constituyen los productos agrícolas. Además, la elección de la parte (o partes) usada, permite automáticamente la operación de contrastar la presión de selección, particularmente en las características concernientes con la biología reproductiva de los cultivos.

Como ya se ha indicado, cuando las plantas cultivadas son sembradas *por sus semillas* (o al menos cuando los cultivos son plantas con semillas) estos permanecen bajo

una estabilización constante de la selección que asegura su fertilidad. Los cereales tienen la protección más rígida de esta clase. La producción en las especies cultivadas reproducidas sexualmente depende decisivamente del desarrollo normal de sus flores, frutos y semillas y del comportamiento normal de los cromosomas en la meiosis para su total fertilidad. Las desviaciones o aberraciones meióticas son rápidamente asilvestradas y eliminadas, y el sistema reproductivo es mantenido en equilibrio. No es de extrañar que entre las plantas cultivadas, los cereales son los más conservadores en este aspecto. Son, por regla general, completamente fértiles. Están también caracterizados por un sistema cromosómico balanceado, y muestran muy poca divergencia cromosómica bajo domesticación. A pesar del hecho que muchos de los cereales han sido producidos bajo domesticación, en cientos (o aún en miles) de generaciones ellos muestran muy pocos granos de polen y esterilidad de la semilla, o una inestabilidad de cromosomas intra-cultivo. Con pocas excepciones (como los hexaploides del trigo), el conjunto de cromosomas en los cereales cultivados son *idénticos* a aquellos encontrados en sus progenitores silvestres, y en formas silvestres y domesticadas son completamente inter-fértiles. En hortalizas cultivadas por semillas, por sus partes vegetativas, flores o frutos, la estabilización de la selección para mantener el polen y la fertilidad de la semilla podría ser algo más laxa; sin embargo el mismo mantenimiento de las plantaciones con semillas conserva la fertilidad en estos cultivos intactos.

Por el contrario con los cereales sexualmente reproducidos, la reducción considerable de polen y la fertilidad de la semilla (así como también la baja estabilidad cromosómica) son toleradas por la mayoría clonalmente cultivada por sus frutos. Desde entonces, en estos cultivos el objetivo del cultivador es el fruto, el sistema reproductivo de las plantas (inflorescencias, flores, frutos) es mantenido automáticamente intacto. Más aún en cultivos de frutales, el siguiente conflicto tuvo que ser resuelto: los cultivadores seleccionan conscientemente clones que produzcan frutas carnosas y sabrosas. Estos son igualmente atraídos hacia tipos sin semillas, o a frutas con un número reducido de pepitas o partes leñosas. Sin embargo, en la mayoría de las plantas, el desarrollo de los frutos comienza sólo después de la fecundación e iniciación del desarrollo de la semilla. La selección para la reducción del conjunto de semillas tuvo que vencer este obstáculo. Varias soluciones para reducir el número de semillas sin dañar la formación del fruto evolucionaron automáticamente en cultivos de frutales. Estos incluyen triploides (por ejemplo, en algunas variedades cultivadas de pera), tetraploides (por ejemplo, en algunas variedades cultivadas de manzana), las mutaciones que causan aborto de embriones en etapas tempranas de su desarrollo (por ejemplo, en algunas variedades cultivadas de vid),

y el establecimiento de partenocarpia, es decir, el desarrollo de frutos sin fecundación y sin la formación de semillas (plátanos y ciertos cultivares de higo).

Los cultivos mantenidos por propagación vegetativa y cultivada por sus partes vegetativas exhiben la interrupción más drástica de sus sistemas de floración y fructificación; y las mayores situaciones cromosómicas extrañas entre las plantas cultivadas. Al contrario de los árboles frutales, la selección intencional en estos cultivos se centran en aumentar el rendimiento de las partes vegetativas. Desde que estos cultivos son propagados clonalmente, esta preferencia por los cultivadores son raramente contrabalanceados por la selección estabilizadora para retener sus órganos reproductores sexuales. Los cultivos de raíces y tuberosas son ejemplos sobresalientes de tal desarrollo. Los clones cultivados de yuca, camotes, taro, papa o el ajo con frecuencia muestran una reducción drástica de la floración. Algunos producen raramente algunas flores, y cuando las flores aparecen son con frecuencia anormales y estériles. También cromosómicamente muchos de estos cultivos son excepcionalmente variables, y frecuentemente contienen varios niveles de poliploidia y/o números aneuploides de cromosomas. Por ejemplo, en *Dioscorea alata* “ñame” se conoce que contiene clones de 2x, 3x, 4x, 5x, 6x, 7x y 8x; y *D. esculenta* clones de 3x, 4x, 6x, 9x y 10x. La caña de azúcar nos confronta aun con variaciones cromosómicas más complejas. Todos los clones en este cultivo son altamente poliploides y frecuentemente aneuploides. Estos números cromosómicos en los cultivares modernos varían desde $2n = 100$ a $2n = 125$. En cultivares antiguos varían entre $2n = 80$ a $2n = 124$. Otra característica de la caña de azúcar (así como varios cultivos propagados vegetativamente cultivados por sus partes vegetativas) son más bien el origen común de cultivares por hibridación interespecífica distante. Dado que estos no tienen que atravesar la barrera de la reproducción sexual, tales híbridos mayormente estériles y/o desequilibrados cromosómicamente son efectivamente mantenidos bajo cultivo.

3.- El impacto de sembrar, cultivar y cosechar. La agricultura tradicional de cereales depende de la práctica de la *siembra* del cultivo en el campo labrado o preparado, cosechando las partes reproductivas inmediatamente después de la maduración de la semilla, y separando la paja del grano. La introducción de cereales dentro de este tipo de manejo automáticamente inició la selección hacia los siguientes “síndromes de domesticación”, apartando a las plantas cultivadas de sus progenitores silvestres.

(i) Primero, existe una selección automática para retener las semillas maduras en las plantas maternas, esto es por el modo natural (silvestre) de dispersión de las semillas a través del raquis quebradizo. Más conspicuo es el cambio de espigas o panojas dehiscentes de los cereales silvestres a la condición no-dehiscentes en sus contrapartes domesticadas, o la

evolución paralela de vainas no-dehiscentes en muchas legumbres cultivadas. La pérdida de los dispositivos de los tipos silvestres para la diseminación de las semillas es uno de los resultados fácilmente discernibles de la introducción de cereales en el cultivo. Es también el indicador más notable de la domesticación de cereales que se hayan recuperado de los primeros sitios arqueológicos. Además, tanto las consideraciones teóricas y evidencias experimentales sugieren que por lo menos en el trigo y en la cebada, el establecimiento de mutantes no-dehiscentes bajo el sistema de sembríos y cosechas podrían haber sido un proceso rápido consumado, logrado en el curso de sólo varias generaciones.

(ii) Un segundo resultado principal de la introducción de los cereales silvestres dentro de un régimen de siembra y cosecha es la pérdida de la regulación de la germinación de la semilla de tipo silvestre. Las plantas silvestres están adaptadas a extender la germinación de sus semillas sobre el tiempo. Una adaptación común y vital (especialmente en anuales) es extender su germinación sobre varios años (dormantes). Bajo un régimen de cultivo de cereales, tal inhibición de la germinación es seleccionada automáticamente. La mayoría de cereales, legumbres y otros cultivos de granos han perdido su regulación de germinación tipo silvestre. Las semillas producidas por estos cultivares germinan sincrónicamente.

(iii) Numerosos rasgos adicionales de la domesticación parecen haber sido seleccionados inconscientemente para, que de esta manera las plantas con grano fueron introducidas en el régimen de sembrar, cultivar y cosechar. Bajo tal práctica de cultivo, las tierras densas y uniformes son establecidas con frecuencia en los campos sembrados, y las plantas con hábito erguido son favorecidas. En respuesta a la manera que los cultivos eran cosechados, la maduración sincronizada fue seleccionada automáticamente. Debido a que las semillas eran almacenadas y protegidas en graneros, los cultivares con cáscaras más delgadas pudieron evolucionar, y la coloración de camuflaje de la testa de las semillas (especialmente en algunas legumbres) fracasaría. Desde entonces, bajo cultivo, las semillas son sembradas a mayor profundidad en el suelo, y el aumento en el tamaño de la semilla fue esperado. Debido al fracaso del modo silvestre de dispersión de las semillas, el desarrollo de inflorescencias más compactas es de ser esperado (especialmente en cereales) así como la adición de óvulos fértiles a las espiguillas o vainas.

4.- Cultivo de árboles frutales y sus consecuencias. La mayoría de árboles frutales cultivados se originaron de progenitores silvestres alógamas en los cuales la polinización cruzada es mantenida tanto por la autoincompatibilidad o por el dioicismo. Con este tipo de formación alogámica el cambio de la reproducción sexual dependiente de semillas (en las silvestres) a plantaciones de clones vegetativamente propagados (bajo cultivo) introdujo algunas limitaciones graves en la producción de frutales:

(i) En especies hermafroditas y auto incompatibles (aceituna, manzana, pera, almendra) los fruticultores quizás habrían encontrado inicialmente que las plántulas de un solo clon autoincompatible no fuera recompensada. Para obtener rendimientos satisfactorios, fue necesario plantar juntos por lo menos dos clones de floración sincronizada. Verdaderamente, el cultivo tradicional de árboles frutales autoincompatibles ha sido basado en gran parte en plantaciones mixtas, y sobre el conjunto de frutos iniciado por polinización cruzada entre genotipos diferentes. Dos desarrollos adicionales, que ha facilitado la producción en cultivos frutales autoincompatibles, es muy probable sea el resultado de la selección inconsciente. **(a)** En durazno, albaricoque, cereza, ciruela de jardín, así como varios cultivares de almendra o aceituna, se han encontrado mutaciones que causan fracasos de la autoincompatibilidad. **(b)** Aún en otros casos de árboles frutales, derivado de progenitores silvestres autoincompatibles (algunas variedades cultivadas de pera y manzana) la polinización ha sido prescindida enteramente por el establecimiento de mutaciones que han conferido la partenocarpia (desarrollo de frutos sin polinización y sin desarrollo de la semilla).

(ii) En árboles frutales dioicos, la producción de frutos es asegurada en una manera paralela. En varios cultivos (por ejemplo, pistacho, papaya) individuos masculinos son añadidos a los clones femeninos y sirven como donantes de polen, o la polinización espontánea es reemplazada por la polinización artificial (por ejemplo, palma datilera, y cultivares de *Ficus carica* tipo Smirna). También en cultivos frutales dioicos, la selección automática parece haber agregado dos soluciones: **(a)** Un cambio genético de dioico (en silvestres) a la condición hermafrodita (bajo cultivo). Tal desarrollo caracteriza a la mayoría de las variedades cultivadas de uvas. **(b)** También en algunas variedades dioicas cultivadas de frutales, uno encuentra un reemplazo de la polinización por la partenocarpia (por ejemplo, cultivares de higo común, *Ficus carica*).

SELECCIÓN CONSCIENTE

Los defensores de la selección consciente sostienen que los primeros agricultores estaban de hecho bastante informados acerca de su ambiente. Ellos conocían bien el ciclo de vida y algunas de las características biológicas de las plantas y animales que los rodeaban antes del advenimiento de la agricultura. Por ejemplo, la civilización de Cromañón bosquejaba en detalle lo vívido y el color de los animales que los rodearon, como puede verse en varias cavernas en la parte sur de Europa (caverna de Lascaux, Francia y la caverna de Altamira, España). La transición de los cazadores-recolectores a agricultores (revolución Neolítica) se supone que ha sido precedida por la llamada

revolución de amplio espectro. Esta revolución marcó un giro en los patrones de subsistencia durante el Paleolítico. De una gama grande de alimentos, los cazadores-recolectores recurrieron a una dieta más diversa consistente en animales más pequeños así como en las plantas, particularmente los cereales. La evidencia de esta transición viene de un incremento en el número de especies en la dieta, una abundancia de instrumentos de molienda e instalaciones de almacenamiento, y una alta frecuencia de partes vegetales. Además del incremento de la familiaridad de especies forrajeras con un rango más amplio de plantas y animales, la revolución de espectro amplio también les permitió desarrollar herramientas y técnicas que fueron útiles en las subsiguientes fases agrícolas. Entre estas técnicas están métodos de desinfección de alimentos vegetales. Aunque no todos los métodos enumerados pudieron haber sido conocidos por los cazadores - recolectores, algunos de ellos fueron probablemente conocidos, como lo indican los recientes estudios de las sociedades preagrícolas contemporáneas. Así, el conocimiento biológico y tecnológico de estas sociedades no debería ser subestimado. Hillman y Davies (1990) han sugerido que una combinación de la selección inconsciente y consciente pudo haber operado uno tras otro, el primero de ellos operando en los inicios de las etapas cuando la frecuencia de la mutación (s) fue demasiada baja para ser notable.

Durante la domesticación, las mutaciones que afectan a los rasgos específicos del síndrome de la domesticación son seleccionadas hasta lograr estar cerca o fijarse totalmente. ¿Son más mutables las plantas domesticadas y esta mutabilidad afecta su domesticación? Desafortunadamente, hay pocos estudios en las plantas en las que se haya investigado las tasas y las magnitudes de la mutación sean positivas o negativas. Particularmente, no hay estudios que comparen el proceso de mutación entre especies cultivadas y especies relacionadas. Como fueron señaladas por Hill y Mbagha (1998), no se pensaba que las mutaciones jueguen un papel significativo en programas de cruzamiento por el intervalo pequeño de tiempo y la respuesta limitada observada en algunos experimentos. Tanto los análisis empíricos y teóricos, sin embargo, han mostrado que las mutaciones pueden causar una respuesta significativa y continua aun en poblaciones pequeñas. Uno de los mejores ejemplos de respuesta continua es el experimento de selección de largo plazo para la proteína y aceite en maíz (*Zea mays*) en la Universidad de Illinois. Esto ha sugerido que las mutaciones están involucradas en la respuesta a largo plazo en dicho experimento pero la proporción es desconocida.

A falta de valores específicos para los parámetros de la mutación, Hillman y Davies (1999) asumieron una tasa de mutación de $\mu = 10^{-6}$. En un área sembradora de 200 espiguillas/m², observó en los sistemas tradicionales de cultivo, como una mutación pudo

aparecer en una sola estación de cultivo en 1 a 2 hectáreas. Asumiendo que los granos necesarios para proveer el 25% de los requerimientos calóricos totales, las necesidades calóricas del hombre, y la absorción y digestión incompleta, Hillman y Davies (1999) estimaron que las áreas sembradas para una familia de cinco personas fluctúan entre aproximadamente 0.5 y 2.8 hectáreas respectivamente (este cálculo por supuesto asume también que los agricultores iniciales derivaban sus alimentos exclusivamente del cultivo, lo cual es improbable). Éstos son valores parecidos a aquellos postulados para la ocurrencia de una mutación en una sola estación de cultivo. Las tasas de mutación por consiguiente no pudieron ser un factor limitante en el progreso de la selección, asumiendo por supuesto que estas suposiciones teóricas pueden estar confirmadas con datos empíricos.

En una comparación de las diferencias morfológicas y fisiológicas entre plantas domesticadas se ha demostrado que un conjunto similar de características ha sido seleccionado durante la domesticación. Es decir, "el síndrome de domesticación", que incluye características como la creciente adaptación al cultivo y la conveniencia del consumo y uso por el hombre. Harlan (1992) enumeró cerca de 400 plantas cultivadas; hay ciertamente más pero éstas pueden ser cultivadas sólo intermitentemente o en una escala muy pequeña. Entre estas plantas cultivadas, el grado de domesticación varía ampliamente. Las plantas altamente domesticadas, caracterizados por plantas como maíz, arroz, frijol común, y el maní, tienen un rango de rasgos domesticados y expresan estas características en un nivel alto. Otros cultivos, que abarcan una gran variedad de fenotipos domesticados, pueden ser considerados sólo parcialmente domesticados. Por un lado, un cultivo como la canola (*Brassica napus*) es considerado como un cultivo altamente domesticado. Pero sin embargo, estos todavía soportan pérdidas anuales de semilla en un 20-50 % debido a la dehiscencia de la silicua. Se puede considerar por consiguiente que la domesticación está incompleta con relación a la dispersión de la semilla. Los cultivos como la soya y el sésamo también sufren de una excesiva dehiscencia en la madurez.

Por otra parte, la palma aceitera africana sólo ha sido supeditada a cambios limitados durante la domesticación. Sin haber sido plantado, su distribución ha aumentado indirectamente a través de las prácticas agrícolas como los cortes y la quema. Los únicos cambios genéticos mayores ha sido la selección de un gen que afecta el desarrollo de la semilla dentro de los frutos. Las plantas con semillas de cáscara gruesa (llamado tipo *durra*) son generalmente usados para hacer vino de palma y no para aceite, mientras que plantas con semillas de cáscara delgada (tipo *tenera*) o semillas sin cáscaras (tipo *pisífera*) son preferidas para procesar el aceite. En general, los árboles y cultivos forrajeros están sólo parcialmente domesticados.

También existen evidencias de especies domesticadas que posteriormente fueron abandonadas. Tanto América del Norte (actualmente la parte central y del noreste de los Estados Unidos) y el norte de China fueron alguna vez centros de domesticación de cultivos. En el centro norteamericano, un cultivo como *Iva annua* “marshelder” fue alguna vez domesticado (evidenciado por el incremento en el tamaño de la semilla) al igual que otros cultivos como el girasol (*Helianthus annuus*) y la calabaza (*Cucurbita pepo*). *Iva annua*, como una especie domesticada ahora ha desaparecido, habiendo sido reemplazado por otros cultivos, tanto por las especies locales nativas como aquellas introducidas desde el centro de domesticación mesoamericano, incluyendo al maíz. En el norte de China, varios cientos de kilómetros al norte de la cuenca de Yangtze donde el arroz fue probablemente domesticado, dos especies de mijo tolerante a la sequía *Panicum miliaceum*, y *Setaria italica* adaptados a cultivos en regiones con lluvia marginal fueron domesticados. Con el tiempo, sin embargo, el arroz ha aumentado en importancia, mientras que la de estas especies de mijo ha decrecido. Para el caso del Perú tenemos a *Canavalia plagiisperma* (evidenciado por el tamaño de la semilla), que ha sido abandonado probablemente por sus semillas tóxicas.

Existen corolarios importantes para definir esta domesticación. **Primero**, el cultivo de la planta es una necesidad pero una condición insuficiente para la domesticación. Así, cada cultivo pudo haber crecido por un período indefinido (cultivo de predomesticación) durante las cuales la selección operó. Durante este período, los cambios definitivos en el fenotipo normalmente asociado con la domesticación no pudieron haber ocurrido. **Segundo**, ciertamente en las plantas, la domesticación completa condujo a una falta de adaptabilidad a ambientes naturales. Las plantas totalmente domesticadas no pueden sobrevivir por sus propios medios en un estado silvestre. Uno de los mejores ejemplos de esta situación es el maíz, donde los follajes o involucro (panca) que rodean la inflorescencia y las semillas apretadas impiden la dispersión natural. En contraste, las plantas parcialmente domesticadas han conservado al menos alguna habilidad para sobrevivir en ambientes naturales. Los ejemplos de esta situación son a menudo los árboles frutales como el olivo o la aceituna. Esto conduce a la existencia de poblaciones periféricas que pueden ser distinguidos solamente con dificultad de las poblaciones silvestres. **Tercero**, existe una relación mutualista entre el hombre y las plantas cultivadas. La transición de cazadores-recolectores a agricultores fue un experimento en la evolución cultural que representó un cambio drástico en las sociedades humanas y su ambiente. A su vez, la agricultura se convirtió en una condición necesaria para el desarrollo de la civilización porque proveyó un excedente de alimento, lo cual permitió la especialización y la diversificación de oficios, comercios, y otras ocupaciones. Mientras las plantas totalmente domesticadas no pueden

sobrevivir por sus medios, también puede decirse que la humanidad no puede sobrevivir sin las especies domesticadas.

Es por eso que, la agricultura ha sido capaz de avanzar tan lejos y mantener la paz con el crecimiento demográfico humano, proveer suficiente alimento y otras necesidades a fin de que la humanidad pueda emplear el resto de tiempo que utilizaba para la recolección a otras actividades. Esta relación estrecha entre la humanidad y las plantas domesticadas es precisamente uno de los aspectos que marca el estudio de la domesticación como un área de estudio tan fascinante. Mientras que la humanidad ha tenido un efecto marcado en las plantas domesticadas, también puede decirse al revés. Las plantas y animales domesticados (y en algunos casos no domesticados) han tenido un significativo efecto sobre la historia de la humanidad. Por ejemplo, las plantas exóticas, especialmente las especias (al menos las europeas de los siglos XV y XVI) como la pimienta, clavo, canela, azafrán, nuez moscada entre otros, fueron una de las fuerzas motrices después de las exploraciones de nuevos continentes. Desde tiempos remotos estas especias han sido tan apreciadas y buscadas como el oro; este afán por conseguir las ha sido un factor decisivo en el progreso de la humanidad, llegando a influir en el curso de la historia y de la geografía. En este aspecto, el descubrimiento de América por Colón en 1492 fue una de las fechas significantes porque condujo al intercambio colombino, el cambio recíproco de cultivos entre el viejo mundo y el nuevo mundo.

LA DOMESTICACIÓN Y EVOLUCIÓN DE LAS PLANTAS CULTIVADAS COMO UNA ILUSTRACIÓN DEL PROCESO EVOLUTIVO

La domesticación de las plantas presenta un número de características útiles como un sistema experimental para estudiar e ilustrar la evolución:

(1).- La distinción de los fenotipos contrastantes entre los fenotipos silvestres y domesticados proveen una excelente oportunidad para hacer observaciones comparativas sobre el desarrollo de las plantas (figura 13). Las observaciones incluyen el tamaño de la semilla, forma, color y hábito de crecimiento (número de ramas, longitud del tallo entre hojas sucesivas, número de días para la floración y madurez, tamaño de fruto, etc).

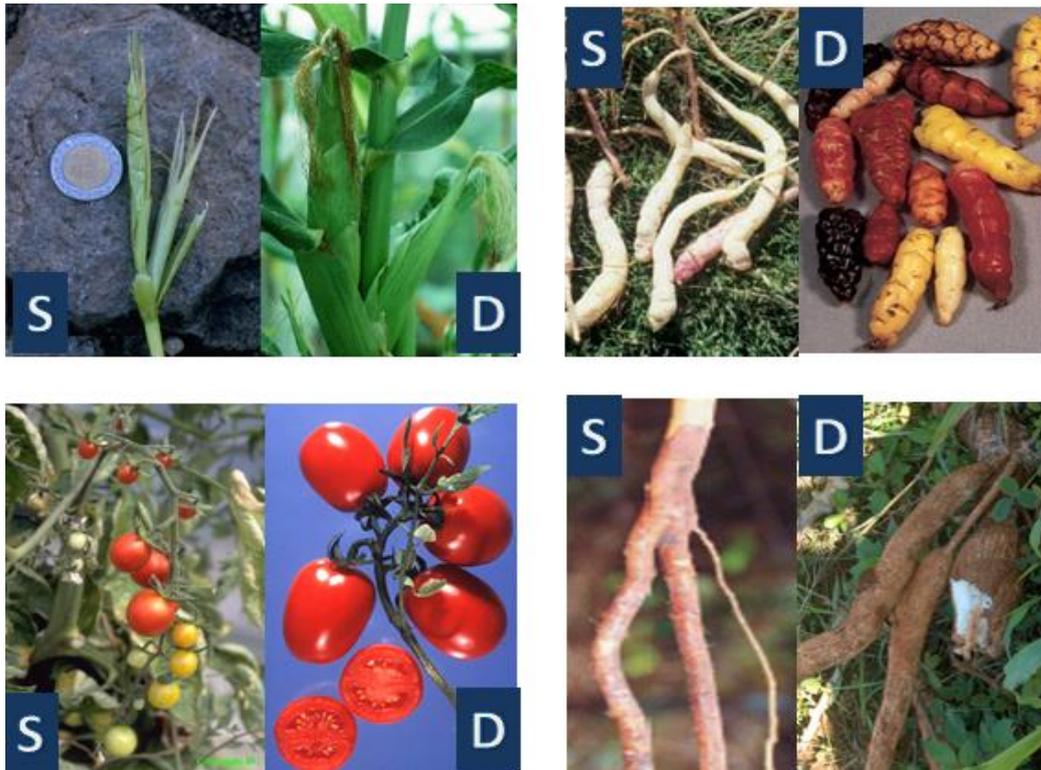


Figura 13. Ejemplos de características morfológicas en especies silvestres y domesticadas (S) silvestre, (D) domesticada. Comparación con sus progenitores silvestres en maíz, oca, tomate y yuca.

(2).- Las diferencias entre tipos silvestres y domesticados también reflejan respuestas diferentes a las condiciones ambientales. Por ejemplo, la oportunidad del momento de madurez en algunas plantas es determinada por la longitud del día (o más exactamente, la longitud de la noche, también llamado fotoperiodo). Las plantas que se originan en regiones templadas (por ejemplo, *Arabidopsis thaliana*) generalmente florecen bajo días de longitud larga (por ejemplo, 15–16 horas), mientras que las plantas que se originan en regiones tropicales florecen bajo periodos de días cortos (11–12 horas). La dispersión de plantas domesticadas desde sus centros de domesticación a menudo implicó la adaptación a días de diferente longitud durante la estación de su crecimiento, frecuentemente logrado por la selección y adaptación a una indiferencia para el día largo. Esto puede ser ilustrado iniciando experimentos simples que modifican el día largo y observando el efecto sobre el tiempo de floración.

(3).- Otra ventaja del proceso de domesticación como un sistema de estudio es que los progenitores silvestres de las plantas domesticadas en muchos casos aún existen y pueden ser observados en sus hábitat naturales. En la actualidad está bien establecido que esa agricultura empezó en un número limitado de localidades, ampliamente situadas entre 30° de latitud N y 30° latitud S (figura 14a). Aunque en muchos casos, estos hábitat están gravemente amenazados por la presión humana, como el sobrepastoreo y la conversión de

ecosistemas naturales a ecosistemas agrícolas, pero aun es todavía posible observar a los progenitores silvestres de las plantas domesticadas en estos centros. La figura 14b, provee algunos ejemplos de cultivos domesticados en estos centros diferentes.

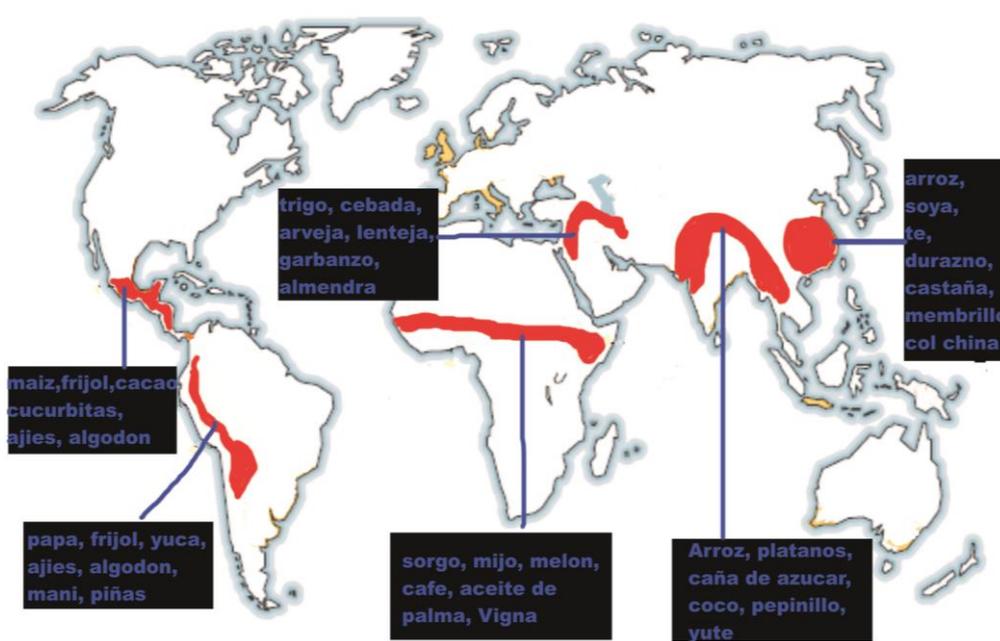


Figura 14. Mayores centros de domesticación de cultivos.

(4).- Comparada con la evolución en condiciones naturales, la domesticación bajo condiciones antrópicas ha actuado medianamente rápido. En general, los primeros cultivos fueron domesticados al mismo tiempo en diferentes centros de origen de la agricultura hace 10 000 años. La simultaneidad de la domesticación en estos centros tan distantes se considera que está relacionada al calentamiento global seguido por la última glaciación. Sin embargo, el escenario específico parece estar determinado. Generalmente se piensa que la domesticación pudo haber tomado algo de 1 000 años, aunque la selección por el hombre ha continuado hasta ahora y continuará en el futuro. Genéticamente, la domesticación pudo haberse logrado considerablemente en menos de 1 000 años, proveyendo hasta la actualidad suficiente variación genética, selección, y recombinación. Esta observación sugiere que los mayores cambios biológicos pueden ser logrados sobre aspectos evolutivos en los lapsos de tiempo corto.

(5).- El uso de tecnologías como los marcadores de ADN tal como el mapeo de ligamiento molecular y el mapeo de las características cuantitativas (QTL) nos ha permitido localizar los genes responsables para las diferencias morfológicas y fisiológicas entre los tipos silvestres y domesticados. Estos estudios, han mostrado generalmente que algunos genes pueden tener un mayor efecto sobre el fenotipo y sobre aquellos efectos genéticos que

predominan sobre los efectos ambientales. Tal control genético de mayor fuerza es consistente con una presión de selección fuerte que opera durante la domesticación. Mayor evidencia de una fuerte presión de selección ha surgido del análisis de secuencias de ADN de los genes de domesticación en el maíz.

(6).- Una de las características más generalizadas de la domesticación es la reducción en la diversidad genética que generalmente ha operado, a pesar de las especies complejas. Este cuello de botella genético ha resultado de la selección y de la deriva genética que operó en diversas etapas durante la evolución de los cultivos, incluyendo la domesticación misma, la dispersión del cultivo por el hombre desde el centro de domesticación, y los modernos cruzamientos como respuesta a las demandas específicas del mercado. Un ejemplo impactante de la reducción de la diversidad genética durante los tiempos arqueológicos es proveído por Jaenicke-Despres et al (2003). Ellos analizaron las secuencias de tres genes, probablemente relacionados a la domesticación del maíz, tanto en restos arqueológicos de poblaciones de maíz y poblaciones contemporáneas de maíz y el de su progenitor silvestre, *teosinte*. Para dos de los tres genes, la diversidad de los alelos encontrados en el progenitor silvestre se había perdido hace 2700 años. Así, la selección y la manipulación del stock de semillas por los primeros agricultores habrían tenido un efecto medianamente drástico en la diversidad genética del cultivo de maíz.

(7).- Aunque los tipos silvestres y domesticados, son morfológica y fisiológicamente muy distintos, estos permanecen generalmente como miembros de las mismas especies biológicas. En general, ellos pueden cruzarse libremente y dar como resultado una progenie viable y fértil. Así, el flujo génico puede ocurrir entre tipos silvestres y domesticados permitiendo la aparición de tipos silvestres o de tipos intermedios.

¿Por qué estudiamos a los cultivos como una materia de evolución?

La información acerca del origen de las plantas domesticadas y el efecto de evolución bajo cultivo tiene consecuencias importantes en un número de áreas:

(1).- La información acerca de los centros de domesticación guía a los cultivadores hacia fuentes adicionales de diversidad genética. Generalmente, los centros de domesticación son también a menudo centros de diversidad genética de especies cultivadas. La diversidad genética para características como resistencia a plagas y enfermedades, el rendimiento alto, y las mejores características nutricionales son la materia prima necesaria para desarrollar cultivares. La información, tal como se observa en la Figura 14, es por consiguiente esencial para desarrollar programas de reproducción exitosa. Ayuda a conducir programas de conservación de la biodiversidad de las plantas cultivadas.

(2).- Los centros de origen y diversidad genética de las plantas cultivadas son a menudo también centros de origen de agentes, plagas y enfermedades, y de sus depredadores, así como también sus organismos útiles, como los *simbiontes*. Así, la información sobre la distribución geográfica de la diversidad genética tanto en las especies de interés como los organismos asociados ayudan a los cultivadores a identificar más fácilmente las fuentes de resistencia genética. Un ejemplo de este caso es el frijol común (*Phaseolus vulgaris*), lo cual consta de dos *pools* genéticos geográficos principales: andino y mesoamericano. Varios agentes patógenos y un *simbionte* muestran el mismo patrón geográfico de diversidad genética. La base genómica para la resistencia diferencial contra razas de diferentes *pools* genéticos radica en la diversificación sobre los grupos genéticos ancestrales del gen.

(3).- Los miembros dentro de las mismas especies biológicas resultan con una apariencia de una progenie viable y fértil en cruces que involucran tipos silvestres y domesticados. En algunos casos, estos híbridos no son agresivos y desaparecen. En otros casos, conducen a la formación de malezas problemáticas, los cuales son difíciles de controlar por su alta similitud (mimetismo) con el cultivo domesticado. Se ha estimado que el flujo génico de las plantas cultivadas hacia especies silvestres ha conducido a la formación de malezas agresivas en siete de los 13 cultivos más importantes. Los ejemplos incluyen el arroz y sorgo.

(4).- Pocos cultivos se han domesticado en áreas que son ahora parte de los países tecnológicamente adelantados, como los Estados Unidos, la Unión Europea, y Japón. Contrariamente, la mayoría de cultivos se han domesticado en áreas ahora ocupadas por países del tercer mundo. Esta disyunción geográfica pone en un estado de conflicto clásico entre el Norte, rico en tecnología y el Sur, rico en biodiversidad. Los tratados internacionales, tales como la Convención sobre Diversidad Biológica (CBD: [Http://www.biodiv.org/default.shtml](http://www.biodiv.org/default.shtml)) y los aspectos tratados con relación a la propiedad intelectual de la Organización Mundial de Comercio (http://www.wto.org/spanish/tra_top_s/trips_s.htm), tratan de desarrollar una estrategia para la transferencia de tecnología a cambio de biodiversidad. Actualmente, la situación está todavía perturbada. Estados Unidos no ha ratificado la CBD. Otros países se han puesto reacios para compartir su biodiversidad con una excepción importante, el Tratado Internacional sobre Recursos Genéticos Vegetales para la Alimentación y la Agricultura (<http://www.fao.org/waicent/Faoinfo/Agricult/cgrfa/itpgr.htm>), la cual es un tratado multilateral para intercambiar libremente cultivos entre países firmantes.

(5).- El número pequeño de cultivos que han sido domesticados sugiere que podría lograrse domesticar adicionalmente más especies para uso específico humano. Los últimos siglos

han mostrado algunas domesticaciones parciales, principalmente en plantaciones como el caucho (*Hevea brasiliensis*) y la palma aceitera africana (*Elaeis guineensis*). El control genético relativamente simple de la domesticación debería animar a los científicos a seguir domesticando más, hasta cumplir totalmente con las necesidades humanas. Ejemplos de estas necesidades incluyen plantas que contengan compuestos farmacéuticos, ya sea naturales o sea de ingeniería genética. La producción en planta potencialmente es más barata y posiblemente a través de ella puede lograrse mayores cantidades de un producto de alta calidad, productos no contaminados. Actualmente, cerca de una cuarta parte de medicamentos son derivados vegetales. Domesticar las plantas de las cuales estos medicamentos se derivaron puede aumentar potencialmente los rendimientos de los compuestos y proteger a estas poblaciones naturales. Progresivamente, las plantas están siendo genéticamente diseñadas para producir compuestos farmacéuticos (e industriales). Por las razones prácticas de corto plazo, las plantas seleccionadas como cultivos alimenticios genéticamente modificadas como maíz, sojas, y arroz, crean un riesgo potencial de contaminación en la cadena alimenticia. Pero también la domesticación de plantas adicionales para usos no alimenticios podría proveer más oportunidades para la producción farmacéutica e industrial.

EL PASADO DE LA DOMESTICACIÓN

NUESTRA DECISIÓN PARA DOMESTICAR

La pregunta ¿por qué la agricultura? La mayoría de nuestra población moderna la asume como algo simple. Por supuesto que es mejor cultivar trigo y frijol que rebuscar raíces. Pero en realidad, esa perspectiva es imperfecta en una mirada retrospectiva. La producción alimenticia posiblemente no pudo haberse originado a través de una decisión consciente, porque los primeros agricultores del mundo no tuvieron alrededor de ellos ningún modelo de agricultura para observar, por lo tanto no pudieron haber estado conscientes de que hubiera una meta la domesticación por la que esforzarse, y no pudieron haber previsto las consecuencias que la domesticación traería para ellas. Si realmente hubieran previsto las consecuencias, entonces seguramente lo habrían declarado ilegal los primeros pasos hacia la domesticación, porque el registro arqueológico y etnográfico en todo el mundo muestra que la transición de cazadores y recolectores hacia cultivos eventuales resultó en más trabajo, baja estatura adulta, mala condición nutricional y una carga más pesada de enfermedades. Las únicas personas que podrían haber hecho una elección consciente acerca de la llegada de la agricultura fueron los cazadores y recolectores que vivían adyacentes a las primeras comunidades agrícolas, y ellos en

general sintieron desagrado de lo que miraban y rechazaron la agricultura, solamente por estas y otras buenas razones mencionadas.

En cambio, los orígenes de la domesticación implicaron consecuencias imprevistas de dos conjuntos de cambios: cambios en las plantas y los cambios en el comportamiento humano. Tal como inicialmente fue reconocida por Darwin, muchas de las diferencias entre las plantas domesticadas y sus antepasados silvestres se desarrollaron como consecuencia de haber seleccionado plantas silvestres, recogerlos y llevarlos de regreso a la tierra por los cazadores y recolectores. Aunque el hombre había estado manipulando plantas y animales silvestres por mucho tiempo, el comportamiento de los cazadores y recolectores comenzó a cambiar al final del pleistoceno por el clima progresivamente imprevisible, las disminuciones en las especies de cazas mayores elegidos por los cazadores como presa, y por el aumento de la ocupación humana de hábitats disponibles. Para disminuir el riesgo de la variación imprevisible en el suministro alimenticio, las personas ampliaron sus dietas (revolución de espectro amplio) para escoger alimentos secundarios y terciarios, que incluyeron caza de animales más pequeños, más alimento vegetal que requería mayor preparación, tales como molienda, percolación y remojo. Eventualmente, las personas transportaron algunas plantas silvestres (como cereales silvestres) de sus hábitat naturales hacia hábitat más productivos y así empezó el cultivo intencional.

La emergencia de los estilos de vida agrícola tuvo que competir con los estilos de vida de los cazadores y recolectores. Una vez que la domesticación comenzó a desarrollarse, los cambios en las plantas y animales siguieron automáticamente bajo domesticación, y las ventajas competitivas de la domesticación fueron transportadas por los primeros agricultores (a pesar de su estatura pequeña y poca salud), hicieron la transición de los estilos de vida de los cazadores y recolectores en una producción alimenticia autocatalítica, pero la velocidad de esa transición varió considerablemente entre regiones. Así, la pregunta real acerca de los orígenes de la agricultura, la cual se considera abajo, es: ¿Por qué la producción alimenticia hizo eventualmente poco competente a los estilos de vida de los cazadores y recolectores sobre casi todo el mundo, en tiempos y lugares particulares en que se dio, pero no en tiempos ni otros lugares precedentes?

LOS CAMBIOS DE LAS ESPECIES SILVESTRES BAJO DOMESTICACIÓN

Estos cambios son particularmente bien entendidos para el Creciente Fértil, el primer sitio de domesticación que proporcionó al mundo las especies de plantas y animales más valiosas. Para la mayoría de las especies que se domesticaron allí, sus ancestros silvestres y su rango geográfico han sido identificados, su relación con las especies domesticadas han sido comprobados por estudios cromosómicos y genéticos, sus cambios

bajo domesticación delimitadas (a menudo a nivel genético), dichos cambios rastreados en sucesivos estratos de los registros arqueológicos, y el tiempo y lugar aproximado de su domesticación han sido identificados.

Por ejemplo, los trigos silvestres y la cebada llevan sus semillas encima de un tallo que espontáneamente se quiebra, cayendo las semillas al suelo donde nuevamente pueden germinar (esto dificulta la recolección por el hombre). Una sola mutación de un gen ocasional que impide la dehiscencia es letal en las especies silvestres (porque las semillas no pueden caerse ni dispersarse), pero esta particularidad convenientemente concentró las semillas para los recolectores. Una vez que el hombre inició a cosechar esas semillas silvestres de gramíneas, trayéndolas nuevamente al campo, algunas cayéndose accidentalmente y otras eventualmente sembradas, permitió que las semillas con una mutación no dehiscente lleguen a seleccionarse inconscientemente.

Ilustrativamente podemos citar los casos en los cuales las mismas especies ancestrales han llegado a seleccionarse bajo domesticación para propósitos alternativos, resultando en razas o cultivos de apariencias muy diferentes. Por ejemplo, la col (*Brassica oleracea*) fue variadamente seleccionada por sus hojas (col y colinabo) por sus tallos (colinabo), por sus inflorescencia en cabezuelas (brócoli y coliflor) y por sus botones florales (col de Bruselas).

EI LÍMITE DEL TIEMPO DE LA DOMESTICACIÓN

El proceso de domesticación no es sino un aspecto de la transición de cazadores - recolectores a agricultores. Se considera generalmente que esta transición ha tomado varios milenios. El punto en el cual un cultivo puede ser considerado domesticado es algo especulativo. Como se ha mencionado anteriormente, hay varios rasgos involucrados en el síndrome de la domesticación. Un cultivo domesticado usualmente exhibe varios de estos rasgos. Todavía, el registro arqueológico consta sólo de algunos tipos de restos, usualmente aquellos que han podido resistir la descomposición. Ejemplos de estos son las semillas y los ejes de inflorescencia (raquis o mazorcas). Los cereales generalmente ofrecen más pistas para el estudio de su domesticación que otros cultivos como las legumbres. Además de un incremento en el tamaño de la semilla, lo cual puede ser interpretado como un signo de domesticación (vea capítulo del síndrome de domesticación), un raquis resistente (en contraste a un raquis quebradizo) y las semillas que se desgranar fácilmente (tan opuestas a semillas que tienen que descascararse) con sus características morfológicas son útiles a este respecto. Para las legumbres, por el contrario, solamente el tamaño de la semilla generalmente puede ser usado. El color de la semilla y la forma de la vaina (por ejemplo,

la presencia de contorsiones marcadas de la pared de las vainas) son raras posibilidades adicionales. Como consecuencia de la escasez de rasgos macroscópicos que indican la domesticación, otros rasgos han sido investigados y usados para documentar la transición desde tipos silvestres a tipos domesticados. Estos incluyen los granos de almidón y los fitolitos o concreciones de sílice. Otras características que fortalecen el registro arqueológico es la presencia de una secuencia dentro de un lugar arqueológico abarcando la transición de formas silvestres a domesticadas y el número de restos.

La Tabla 2 muestra que los primeros descubrimientos en varios centros de domesticación son aproximadamente de la misma edad, hace 10 000 años. La excepción es la parte Este de Norteamérica, donde los restos más antiguos datan desde hace 4,300 años. Aunque hay algunas diferencias en las edades reales de los descubrimientos entre estos centros de orígenes agrícolas, no es claro qué extensión de estos sean reales o que estos sean el resultado de muestreos insuficientes. A excepción del Creciente Fértil y el Este de América del Norte, el número de sitios arqueológicos es muy limitado. Por ejemplo, Hart et al. (2002) enumera algo de 25 sitios en la región Este de Norteamérica, mientras que el centro mesoamericano incluye sólo cinco a seis sitios. Además, los lugares mesoamericanos, como aquellos en Tehuacán y los valles de Oaxaca, están ubicados fuera del área común de distribución de progenitores silvestres del frijol común, maíz, y calabaza. Es posible que los progenitores silvestres se hayan retirado de estas áreas por los cambios climáticos. Sin embargo, los datos disponibles sobre el pasado climático en Tehuacán y el valle de Oaxaca sugieren que pocos cultivos o domesticaciones ocurrieron en las áreas representadas por las cuevas Coxcatlán (valle de Tehuacán) y Guilá Naquitz (valle de Oaxaca).

Tabla 3. Límite del tiempo de domesticación y dispersión inicial.

CENTROS DE DOMESTICACION	CULTIVO	AÑOS	FUENTE
Mesoamérica	Calabaza	10 000	Smith 1997
	Maíz	6 200	Piperino y Flannery 2001
Creciente Fértil	Trigo einkorn	9 400 – 9 000	Willcox 1998
	Lenteja	9 500 – 9 000	Willcox 1998
	Lino o linaza	9 200 – 8 500	Willcox 1998
China	Arroz	9 000 – 8 000	Zhao 1998
Este de Estados Unidos	Calabaza	4 300	Asch 1995
	Girasol	4 300	Crites 1993
DISPERSIÓN DE LOS CENTROS DE DOMESTICACIÓN			
Tierras bajas de Mesoamérica	Yuca, dioscorea, yam, arrowrot, maíz	7 000 – 5 000	Piperino et al., 2000, Pope et al., 2001
Este de Norteamérica	Maíz	1 100	Smith 1989
Europa	Trigo Einkorn	9 000 – 5 000	Ammerman y Cavalli-Sforza 1984

Por ejemplo, los datos genéticos sugieren una domesticación del maíz en una localidad diferente. Por consiguiente es posible que la presencia de restos domesticados de cultivos como el maíz represente una introducción tardía en estas áreas semiáridas, sólo después de que los primeros agricultores habrían dominado con maestría el cultivo de estos en áreas menos favorables. En la actualidad, los recientes datos moleculares basados sobre microsatélites condujeron a Matsuoka et al. (2002) sugerir un tiempo de domesticación para el maíz de 9,188 años atrás (5,689-13,093 BP), sorprendentemente consistente con la edad de la domesticación de la calabaza en Meso América y de la domesticación en otros centros de orígenes agrícolas (Tabla 3). Adicionalmente el muestreo arqueológico es por consiguiente necesario antes de que más conclusiones definitivas puedan ser sacadas en lo que se refiere a diferencias en el tiempo de la domesticación entre los centros diferentes. Como se conoce ahora, los datos genéticos pueden guiar a los arqueólogos hacia áreas donde los sitios adicionales significativos podrían ser identificados.

Determinar la velocidad en la cual los cultivos han sido domesticados, esto es, el período entre el primer cultivo y la fijación de los genes de la domesticación, depende primordialmente de los registros arqueológicos. Lograr una situación ideal, una secuencia de restos que mide la evolución morfológica de los tipos silvestres a los domesticados, es rara. En muchos casos, uno encuentra ambos tipos pero no ambos en una situación más o menos continua. No obstante, los datos disponibles del Creciente Fértil sugieren que al menos transcurrió un milenio para que la domesticación tenga lugar. Wang et al. (1999) calculan un coeficiente de selección de $S = 0.04-0.08$ y un límite de tiempo de entre 300-1,000 años para la domesticación del maíz basado en una secuencia de datos para el gen *tbt1* que controla la ramificación. En el trigo einkorn, los experimentos de campo para obtener estimaciones reales de coeficientes de selección demuestran que el sistema de cosecha más eficiente de los cereales implicaría la cosecha con hoz de las plantas con raquis resistentes. Otros sistemas probados involucran el aporcamiento y el desarraigo o desherbado. Los estudios modeladores demostraron que un gen para un raquis resistente podría ser fijado en un periodo de 20-200 años. Ciertamente, más datos son necesarios para documentar el proceso tan largo de la domesticación. Los datos genéticos muestran que el proceso pudo haber sido medianamente rápido, con tasas de mutación y recombinación habiendo existido posiblemente factores limitantes. No obstante, los datos arqueológicos son también necesarios para documentar el tiempo que tomó. Se espera que el tiempo real actual sea más largo que el límite del tiempo genético, porque, por ejemplo, los agricultores podrían no haber cultivado progenitores silvestres en cada año, determinando la presencia de recursos alternativos.

Independientemente del resultado de los estudios a futuro para localizar sitios arqueológicos adicionales, la similitud aproximada de domesticación en regiones ampliamente diferentes del mundo sugiere que el cambio climático fue un factor principal, aunque no el único, en estimular la transición de recolectores a agricultores (ver origen de la agricultura). El período que cubrió los últimos 10 000 años, conocido como Holoceno, ha sido caracterizado por un clima generalmente más caliente y estable que la era precedente del pleistoceno (ver Figura 15). Varios investigadores han discutido que el cambio climático, lo cual también incluyó un incremento en los niveles del CO₂ y de precipitación, proveyó a los cazadores-recolectores condiciones para una mayor intensificación en su adquisición alimenticia, consistente en el cultivo, y eventualmente la domesticación, de plantas altamente productivas (pero de una mayor labor intensiva).

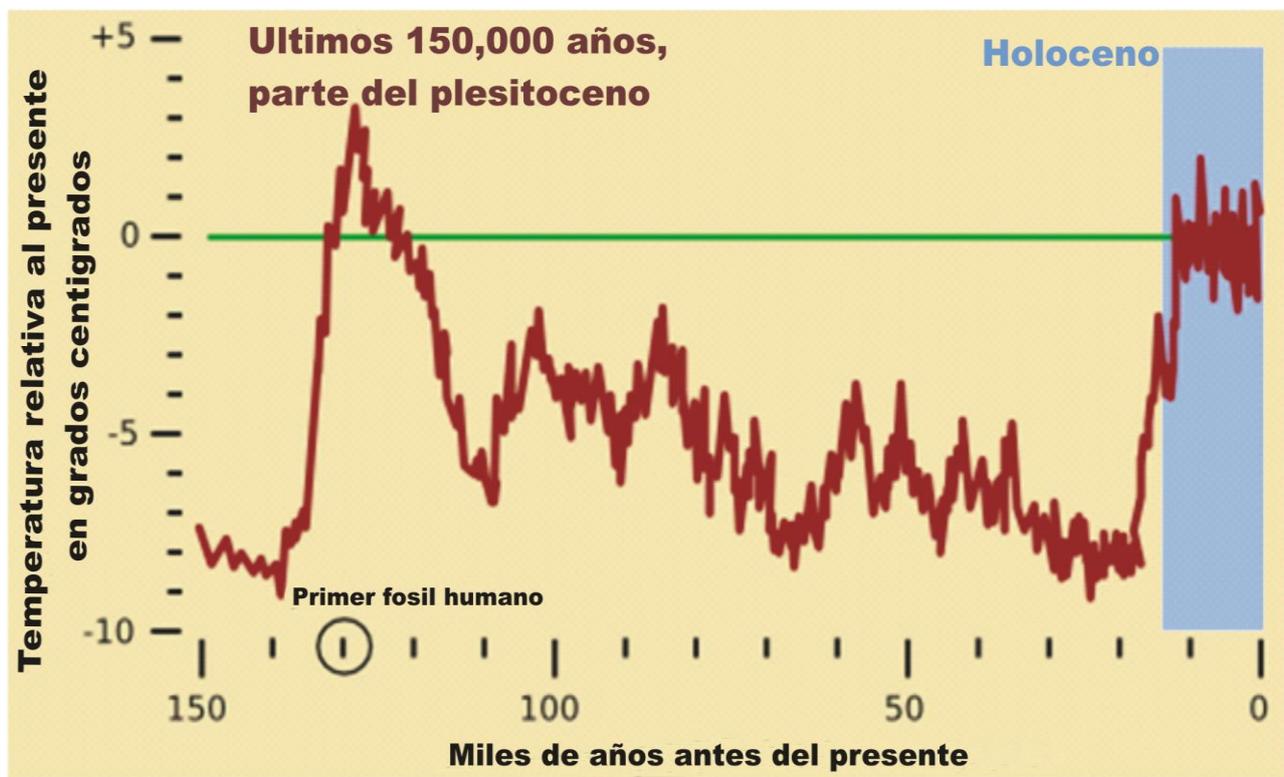


Figura 15. Comparación del clima entre la última parte del Pleistoceno y el Holoceno.

Como se mencionó anteriormente, el período precedente a la transición de los cazadores-recolectores fue también caracterizado por una intensificación del uso de recursos, la llamada revolución del espectro amplio. La agricultura por consiguiente puede ser vista como un intento que hace algo de 10 000 años a más provocó el incremento en la disponibilidad de recursos quizá en respuesta al aumento de los niveles de población o a la reducción drástica de los recursos o una combinación de ambos. Esto fue posible en parte por las condiciones climáticas mejoradas, así como también porque la humanidad había alcanzado un nivel superior cognitivo y cultural de avance. Richardson et al. (2001) sostiene

que estas luchas sucesivas de intensificación fueron llevadas por un mecanismo como un trinquete competitivo por medio de lo que en cada transición ambos requerían una mayor eficiencia de la tierra en los sistemas de subsistencia y permitieran la intensificación de la labor correlacionada con el crecimiento demográfico. A su vez, "los adoptantes iniciales" de estos nuevos sistemas de subsistencia tenderían a través de un incremento súbito de su población a desplazar a los no adoptantes. Este desplazamiento podría haber tenido lugar físicamente por la migración pequeña o de largo alcance en territorios ocupados por los no adoptadores (difusión démica). También pudo haber sido por la aculturación, por medio de lo que los no adoptadores eventualmente adoptaban los nuevos estilos de vida (difusión cultural). Los dos tipos de difusión son extremos en una escala continua, lo cual incluye muchas formas intermedias.

La velocidad en la cual la agricultura se adoptó probablemente fue rápida. La dispersión de la agricultura dentro del Creciente Fértil, que se extiende a lo largo de varios centenares de kilómetros en ambas direcciones Norte-Sur y Este-Oeste, ha dificultado identificar gradientes en la edad de los restos más antiguos de los cultivos y animales domesticados. Además, Chikhi et al., (2002) sugieren que la introducción en Europa de la agricultura desde el Creciente Fértil tuvo una importante difusión démica.

Nuevos datos del mapeo de QTL están teniendo un impacto especialmente abrumador desde el punto de vista acerca del tiempo de la domesticación. Las formas anteriores de pensamiento acerca de este tema sufrieron una serie de obstáculos que han propiciado los debates acerca del tiempo y el modo de otros aspectos de la evolución, específicamente la falta de datos arqueológicos-históricos de medidas refinadas. El pensamiento clásico sobre el tiempo de la domesticación se remonta estrechamente a la teoría evolucionista Neodarwiniana, resumido como sigue: *"La domesticación es un proceso evolutivo que opera bajo la influencia de las actividades del hombre. Desde que este proceso es evolutivo, esperaríamos una progresión relativamente lenta y gradual del estado silvestre hacía un estado de domesticación incipiente....."*

Al respecto, un mensaje claro que emerge de los mapas QTL es que muchos eventos de domesticación requirió no necesariamente haber sido lenta o gradual. Varias líneas de evidencia señalan la posibilidad que un acontecimiento individual de domesticación pudo haber sido rápido: El número relativamente pequeño de genes que parecen controlar muchos rasgos relacionados a la domesticación, la identificación de genes agrupados vinculados que pueden brindar una ventaja fuertemente selectiva una vez que los alelos favorables ocurren en la fase de apareamiento, los niveles y patrones de variación del ADN en pozos genéticos contemporáneas de los cultivos y sus ancestros, y el alto grado de

correspondencia entre las localizaciones de genes relacionados con las domesticaciones independientes de diversos cultivos de cereales de diferentes continentes.

¿Cuántos genes están involucrados en los eventos de la domesticación?

Muchos datos QTL vienen dando luz del número de los genes que distinguen las especies cultivadas de las silvestres o malezas relacionadas. Entre muchos estudios excelentes conducidos en una gran variedad de taxa importantes, se puede considerar a una muestra pequeña, la mayoría de los cereales, que ilustran principios particulares. La pregunta amplia de cuántos genes están involucrados en la domesticación se puede enfocar desde tres perspectivas. **Primero**, en dos ejemplos detallados ¿cuántos genes están involucrados en las diversas transformaciones morfológicas que contribuyen a una domesticación? Esto se ha explorado en sorgo y arroz, en cada caso enfocando entre las cruces entre el cultigen y un pariente silvestre. **Segundo**, ¿hasta qué punto los genes asociados con la domesticación coinciden en poblaciones diferentes y especies congénicas? Mientras los estudios de cruces individuales (como en sorgo y arroz) son informativos, muchos de tales investigaciones usan estructuras poblacionales similares, números similares de individuos, y por tanto tienen capacidad estadística similar para resolver los QTL. La evaluación comparativa de poblaciones cultivadas múltiples en diferentes ambientes ayuda a discernir entre las posibilidades que el control genético relativamente simple es una propiedad inherente de los eventos de domesticación antes que un mecanismo de diseños experimentales similares. El maíz y el tomate proveen ejemplos excelentes. **Tercero**, ¿hasta qué punto son los procesos de domesticación reversibles? Si efectivamente la domesticación puede ocurrir rápidamente, esto también debería ser cierto para que la naturalización pueda ocurrir con velocidad similar. Un ejemplo digno de citar es la investigación hecha por el mapeo de QTL, en arroz, y es ilustrativo (aunque más ejemplos pueden estar bien garantizados).

LA DOMESTICACIÓN Y EL TAMIZADO DE LA VARIACIÓN GENÉTICA NATURAL

Los cultivares (variedades domesticadas) han sido seleccionados por el hombre en los últimos 10 000 años e inevitablemente representa un subconjunto de la variación encontrada en sus antepasados silvestres. Los cultivares son reconocidos porque manifiestan características asociadas con la domesticación de las plantas. Fenotipos inusuales o extremos, tales como frutos grandes o tamaño de la semilla, color intenso, sabor dulce, o aroma agradable son a menudo seleccionados por el hombre y mantenidos en sus cultivares por razones estéticas, mientras que la maduración sincronizada o la inhibición de

la dehiscencia de las semillas (mecanismo de dispersión) son seleccionados para facilitar las cosechas. Estos fenotipos pueden ocurrir en la naturaleza, pero estos frecuentemente serán eliminados por la selección natural antes de que sean fijados en una población. A través de la selección humana, los cultivares pueden ilustrar una tasa de atributos fenotípicos exagerados que les dan la apariencia de ser en general, más diversos que algunas de las poblaciones silvestres de las que derivaron, pero en verdad, la domesticación usualmente representa un tipo de cuello de botella genético. Además, los cultivares son mantenidos en ambientes agrícolas que son generalmente más uniformes que en los ambientes en los cuales las especies silvestres crecen, y esto tiende a favorecer y a estrechar más el pozo genético. Así, mientras los cultivares pueden encarnar un alto grado de variación fenotípica obvia, éste no siempre puede ser un buen pronosticador de la existencia de su variación genética.

Las variedades de razas (*landrace*) son las formas iniciales de los cultivares y representan el primer paso en el proceso de la domesticación. Las razas son altamente heterogéneas, habiendo sido seleccionado en ambientes agrícolas de subsistencia donde los rendimientos bajos, pero estables fueron importantes y la fluctuación medioambiental natural requirió una base genética amplia (Figura 16). Las razas (*landraces*) están estrechamente relacionados con los antepasados silvestres y contienen mucho más variación genética que las variedades modernas de alta productividad, que han sido seleccionadas para una óptima performance dentro de un rango estrecho de condiciones ambientales grandemente manejadas. El valor de ambas especies silvestres y las primeras razas de las variedades en el contexto de la propagación moderna de las plantas es que estos proveen una representación amplia de variación natural que está presente en las especies como un todo. El hecho que la selección natural ha actuado sobre tales poblaciones en el curso de la evolución las hace en particular valiosos como materiales para los mejoradores. El valor agregado impuesto por una intensidad baja de selección humana sobre las primeras razas (*landraces*) radica en el hecho que algunos de estas primeras variedades representan la acumulación de alelos que producen particularmente los fenotipos favorables o atractivos para el ojo, olfato, gama de colores, u otros apetitos del hombre. Es también notable que algunos de estos alelos raros o únicos o combinaciones de alelos que fueron seleccionados por el hombre nunca pudieran sobrevivir en su hábitat natural.



Figura 16. Andenes (Terrazas) de Pisac-Cusco donde las razas tradicionales han sido cultivadas por miles de años.

Los parientes silvestres y las primeras variedades de razas (landrace) han sido largamente reconocidos como los pozos esenciales de variación genética que impulsará el futuro del mejoramiento vegetal. Las primeras colecciones de plantas hechos por personas como Nikolai Vavilov (1887-1943) o Jack Harlan (1917-1998) inspiró a la comunidad internacional a establecer colecciones por largo tiempo de los recursos fitogenéticos que provean a los fitomejoradores modernos el material que ellos necesitan para ocuparse creativamente de los retos de hoy en día. Muchos pueden cuestionar el énfasis de las razas silvestres y primitivas que no pueden competir con nuevas variedades de alta producción, en términos de productividad o calidad nutricional, en particular en una época donde la biotecnología y la ingeniería genética prometen proveer una corriente interminable de novedad genética. Ciertamente, si todas las formas de novedad fueran igualmente valoradas, las viejas variedades apenas serían dignas de ser económicos. Pero la seguridad del suministro alimenticio mundial depende de un balance exquisito entre las nuevas ideas y el uso inteligente de los recursos experimentados en el tiempo. En 1972, más de una década antes de la época de secuenciación automática, Jack Harlan comentó, "no estamos realmente demasiado interesados en conservar las viejas variedades como variedades; son los genes por los que estamos preocupados. Las razas antiguas pueden ser consideradas como poblaciones de genes y de variabilidad genética que es absolutamente esencial para el mejoramiento".

ARQUITECTURA GENÉTICA Y EL TIEMPO DE LA DOMESTICACIÓN

En su famosa publicación *La Teoría Genética de la Selección Natural*, Fisher (1930), propuso que la evolución en respuesta a la selección natural es un proceso lento y gradual. Aunque generalmente se piensa que las especies cultivadas han evolucionado más rápidamente que sus parientes silvestres, los primeros estados de la domesticación fueron tradicionalmente vistos como una ocurrencia relativamente lenta, proceso sobre una escala

de tiempo de cientos de años. Los modelos matemáticos que estiman el tiempo requerido para la domesticación y nuestro mayor entendimiento de cómo las especies pueden evolucionar rápidamente, ahora sugieren que la domesticación puede, en teoría, ocurrir dentro de pocos cientos de generaciones. Ciertamente, Hillman y Davies (1990), propusieron un rango muy rápido de la evolución de los cultivos rastreando la selección sobre el trigo con cosechas repetidas usando la hoz. Por el contrario, las recientes evidencias arqueológicas del Creciente Fértil apuntan a un rango sorprendentemente lento de transición desde las formas silvestres a las formas domesticadas. Las prácticas de cultivos inconscientes, así como el reaprovisionamiento repetido de semillas silvestres parecen haber reducido la velocidad en las cuales las características de la domesticación, tales como la dispersión de las semillas y el tamaño grande de las semillas llegaron a fijarse en las primeras plantas cultivadas. Además, la débil selección para las características de la domesticación parece haber dirigido los primeros estados de la evolución de los cultivos. Esto es un mérito, sin embargo, las conclusiones discutidas respecto al tiempo de la domesticación están basadas únicamente sobre hallazgos arqueológicos de Asia Occidental, donde estas especies fueron cultivadas en simpatria con sus parientes silvestres. En Meso América, la evidencia inicial del cultivo del maíz indica que ocurrió fuera del rango de su progenitor la cual se encuentra en la forma de una mazorca entera de maíz domesticado. Esta evidencia disponible sugiere que la domesticación pudo haber precedido mucho más rápidamente.

Mientras una serie de factores evolutivos, incluyendo el tamaño de la población efectiva, la ocurrencia de cuellos de botella, la presión de la selección, y el rango de flujo genético, pueden influenciar el tiempo y la facilidad de la domesticación, y la arquitectura genética que también es crítica. En este contexto, es meritorio notar que los estudios de los mapas de las características cuantitativas (QTL) de fenotipos relacionados a la domesticación han mostrado que la domesticación está típicamente dirigida por cambios en pequeño número de locus, cada uno de ellos de efectos relativamente grandes. Estas evidencias son consistentes tanto con las predicciones que pocos locus de grandes efectos pueden ser seleccionados más eficientemente que sobre un gran número de locus de efectos pequeños, así como con la idea que algunas especies (tal vez aquellas con las arquitecturas genéticas más apropiadas) sean más fácilmente domesticadas que otros.

Las relaciones de ligamiento entre locus bajo selección pueden también influir el tiempo de la domesticación. Stebbins (1971) fue uno de los primeros en proponer que los grupos de genes adaptativos pueden ser seleccionados y fijados en las especies, aunque las translocaciones cromosómicas, los mecanismos que él avizoró para arrastrar los genes

a través del genoma, son también infrecuentes para producir realmente tales patrones en las especies cultivadas. No obstante, existe evidencia que los QTL relacionados a la domesticación se encuentran frecuentemente en grupos dentro de un genoma. Alternativamente, algunos casos de una aparente agrupación de genes puede ser debido a efectos pleiotrópicos de genes individuales, y en este sentido, análisis más detallados son necesarios al respecto.

EFFECTOS DE LA SELECCIÓN SOBRE LOS GENES DOMESTICADOS Y LA BÚSQUEDA QUE LLEVÓ A LA EVOLUCIÓN DE LOS CULTIVOS

Las técnicas moleculares no sólo permiten resolver la posición de los genes relacionados con la domesticación sino que también pueden proveer información sobre los efectos de la selección y el número de generaciones requeridas para la domesticación. Estudiando el polimorfismo de los nucleótidos en los extremos (antes y después) de los genes relacionados a la domesticación en accesiones diferentes de un cultivo, es posible determinar la magnitud en la cual la presión de selección actuó a través del genoma mediante un barrido selectivo. La selección direccional positiva conduce a la variación reducida y desequilibrio ligado en las regiones respectivas. Comparando la secuencia de la diversidad alrededor de un gen de la domesticación en el cultivo y su progenitor, un nuevo punto de vista de los procesos que intervinieron en la formación de las especies cultivadas puede lograrse. Analizando el polimorfismo del nucleótido alrededor del gen que controla la ramificación (*tb1*) en una variedad grande de accesiones de maíz, se encontró que la selección por el hombre actuó sobre la región reguladora del gen y que no fue detectada en la región codificadora de la proteína. Esto se considera que es una consecuencia de las tasas altas de recombinación en maíz. Este análisis ha permitido estimar que el tiempo que se tomó para domesticar el maíz esta entre 315 -1023 años. Los estudios de los restos de trigo en sitios arqueológicos en el sur de Turquía y Siria, donde se piensa que la domesticación del trigo ocurrió, revela un cambio gradual de espiguillas dehiscentes a espiguillas indehiscentes, sugiriendo que la indehiscencia tomo más de un milenio para establecerse. Igualmente, los restos arqueológicos de arroz en la parte más baja del Río Yangtsé sugieren que la domesticación del arroz fue un proceso lento y esto está sustentado con los métodos de cosecha de arroz silvestre usados hoy en día, las cuales no proveen una presión de selección para las espiguillas no dehiscentes (ver Figura 17). Ambos estudios, moleculares y arqueobotánicos sugieren un largo periodo de recolección y cultivo que precedió a la domesticación de estos cereales. Mientras la domesticación representa un cambio rápido en términos evolutivos, la transición en la arquitectura de las

características de los cereales que cambio a las poblaciones silvestres en domesticadas tuvo lugar durante muchos siglos o milenios.

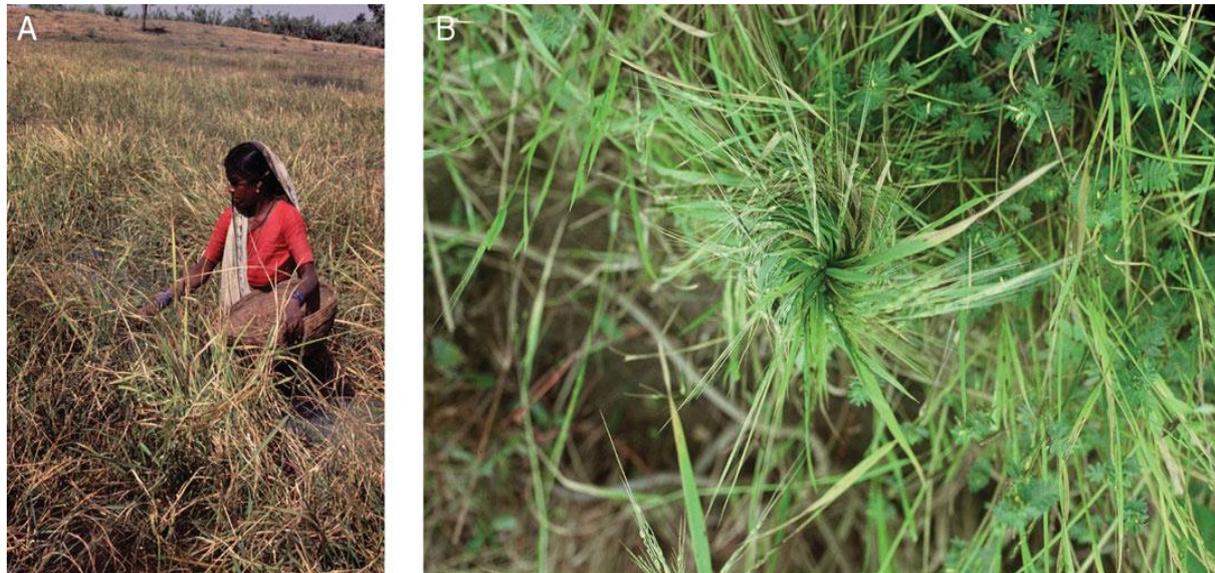


Figura 17. Formas contemporáneas alternativas de cosecha de arroz silvestre en India. **(A)** Batiendo panojas sobre una canasta, y **(B)** retorciendo hojas y tallo en manojos para coleccionar granos dehiscentes. Estos métodos, además de mecer sobre una canasta las panojas maduras, se usan para cosechar arroz silvestre en el Sur de Asia y África occidental.

Durante la domesticación, la diversidad genética de las poblaciones es reducida como consecuencia de la selección. Las estimaciones de la severidad del cuello de botella genético de la domesticación basada en la comparación con la diversidad genética encontrada en sus ancestros silvestres varían considerablemente en aproximadamente 80 % en el maíz, de 40 a 50% en el girasol y un porcentaje menor de 10 a 20% en el arroz. Los trigos poliploides han sufrido dos cuellos de botella asociados con la transición desde los trigos silvestres y también debido a la poliploidía. Así, el trigo hexaploide actualmente usado en la elaboración del pan tiene aproximadamente 7% y 30% de la diversidad de nucleótidos de sus donantes del genoma D y A/B, respectivamente. Determinar cuánto de diversidad se pierde durante el cuello de botella genético de la domesticación puede sugerir de cómo mejorar los futuros cultivos, como también intervenir en la alta diversidad de las fuentes de genes en los progenitores silvestres o en la alteración transgénica de la expresión de genes seleccionados.

La detección de genes previamente relacionados a la domesticación no detectados ha sido posible usando análisis QTL y barridos selectivos a través del genoma. Esto permite detectar a los genes de la domesticación escondidos basados sobre los perfiles de selección de secuencias comparativas. La comparación genómica de las plantas cultivadas

y sus progenitores silvestres para regiones genómicas relacionadas con la domesticación es un nuevo acercamiento para detectar la diversidad potencialmente útil en los progenitores silvestres para mejorar los cultivos.

Harlan et al. (1973) propusieron que un conjunto discreto de rasgos, luego denominados el "síndrome de la domesticación" probablemente habría sido seleccionado durante los estadios iniciales de la domesticación. Todos estos rasgos están asociados con el incremento en la facilidad de cosecha e incluyen la dehiscencia reducida, hábito de crecimiento más determinado, tamaño de inflorescencia más grande, tamaño de la semilla (o fruto) más grande, y pérdida de la dormancia de la semilla entre otros. El mejoramiento de los cultivos después de la domesticación puede, sin embargo, también dar como resultado la fijación de rasgos que no fueron probablemente de interés para los primeros agricultores (hábito pequeño).

En el pasado, respecto a los rasgos relacionados con la domesticación se pensaba ampliamente que estaban condicionados por genes recesivos, por la pérdida de la función de los alelos; sin embargo, los resultados de los estudios de mapeos QTL así como también las lecciones aprendidas de la clonación reciente de un puñado de genes de la domesticación muestran un patrón menos consistente. Mientras que la no dehiscencia da la apariencia de ser un rasgo recesivo en un número de cereales y el peso del fruto una apariencia de ser parcialmente recesivos en el tomate y la berenjena, un número de estudios QTLs sugieren que muchos de los genes básicos relacionados con los otros rasgos de la domesticación actúan en una manera poco recesiva. De modo semejante, el punto de vista que los rasgos relacionados con la domesticación están típicamente condicionados a la pérdida de la función de los alelos ha sido cuestionado.

Curiosamente, la pérdida de la función de los alelos parece ser relativamente comunes para los genes asociados con el mejoramiento de los cultivos y/o divergencia varietal. Basado en una revisión reciente, nueve de 19 de tales locus albergan alelos con codones prematuros de terminación (stop), intrones defectuosos, u otros tipos de secuencias de codificación desordenadas, con los restantes equitativamente separados entre los cambios reguladores y las sustituciones de aminoácidos. Más ejemplos incluyen la pérdida de función de los alelos como los que afectan el tiempo de floración y el hábito enano en el frijol. Asimismo, la transición de dos hileras en la cebada a seis hileras está condicionada por un gen recesivo, debido a la pérdida de la función de la mutación.

Relativamente hasta hace poco, los análisis QTL fueron las formas principales para localizar los genes de la domesticación y los genes relacionados con el mejoramiento. Aunque tales análisis pueden proveer una gran cantidad de conocimientos profundos de la

arquitectura genética de los rasgos de interés, estos son tanto de labor intensa y gasto de mucho tiempo, requiriendo el desarrollo y la caracterización fenotípica de una población grande, segregada, así como también la construcción de un mapa genético. Además, los mapas QTL típicamente proveen un nivel relativamente bajo de resolución, con genes localizados a intervalos extendiéndose a varios centimorgans; dependiendo sobre el taxón a ser estudiado, tales regiones pueden abarcar centenares de genes. Mientras un puñado de QTL ha sido clonado en las plantas cultivadas, la clonación basada en mapas puede ser un proceso ineficiente y de utilidad pequeña en especies que son vegetativamente propagados y/o los que tiene largos ciclos de reproducción.

Una alternativa para el mapeo basado en familias QTL, es la asociación de mapas, los cuales implican correlación de polimorfismos en genes candidatos con variación fenotípica existentes, en poblaciones diversas. No sólo la asociación de mapas obvia la necesidad para desarrollar un mapa de la población vía cruza controladas, sino también provee un nivel mucho mayor de precisión, como la resolución de cualquier acercamiento de mapeo que depende de la magnitud del desequilibrio de ligamiento en la población focal. En el caso de mapas de poblaciones basadas en familias, la oportunidad limitada para la recombinación durante el desarrollo poblacional resulta en un alto desequilibrio de ligamiento sobre largas distancias físicas. Por el contrario, los individuos que comprenden una asociación típica de un mapa de población es el producto de muchas generaciones de recombinación histórica, por consiguiente resulta en gran medida de la reducción del desequilibrio de ligamiento y consecuentemente de un aumento de la precisión de mapeo. De hecho, dependiendo del taxón, la variación funcional potencialmente puede ser mapeado a nivel de uno o algunos genes. La limitación principal de esta técnica es que esto requiere un conocimiento a priori de los genes y fenotipos a ser examinados.

Una tercera estrategia para identificar las características de los genes relacionados con las plantas cultivadas es realizar un examen del genoma a gran escala en una especie cultivada y su progenitor silvestre para identificar locus que muestren evidencias de selección durante la domesticación. Los barridos selectivos (períodos de selección intensa durante la cual un alelo es "llevado" a fijación) están previstos para disminuir dramáticamente la variación genética en y alrededor de los locus seleccionados sin cambiar los niveles de diversidad en cualquier sitio en el genoma. Suponiendo que el desequilibrio de ligamiento se rompe suficientemente rápido, esto de esta manera (al menos en teoría) debe identificar regiones genómicas estrechas que han experimentado un barrido selectivo reciente. En su forma más pura, esta técnica implica generar datos genéticos poblacionales para un gran número de locus seleccionadas al azar, ordenar los

locus en base al cambio relativo en la diversidad de las poblaciones entre lo ancestral y lo derivado (silvestre y cultivado). Recientemente, se ha sugerido que el uso de un modelo demográfico nulo que está basado sobre la diversidad genética neutral e implícitamente de importancia para factores como la ocurrencia de un cuello de botella poblacional durante la domesticación, impulsará la mejora de nuestra capacidad para detectar la selección en el pasado.

Más allá de simplemente identificar genes que experimentaron la selección durante la evolución de los cultivos, esta técnica (cuando se articula con un muestreo apropiado) tiene el potencial para proveer el conocimiento profundo del tiempo de la selección (domesticación vs. mejoramiento). Efectivamente, los genes relacionados con la domesticación están sujetos a tener una pérdida extrema de diversidad aun en los cultivares más primitivos (Fig. 18 A). En el caso de genes relacionados con el mejoramiento, sin embargo, la situación es más complicada. Mientras un fuerte barrido selectivo durante la mejora daría como resultado una selectividad similar inducida por la pérdida de diversidad a través de la transición primitivo-mejorado (Fig. 18 B), los genes involucrados en la diversificación de los linajes de los cultivos y/o una adaptación local podría supuestamente albergar alelos diferentes en los linajes diferentes, y por lo tanto dar como resultado la retención de la diversidad a través de estas líneas. Cuando se acoplada con la introgresión de especies silvestres relacionadas, esta clase de selección algo diversificadora aún podría producir un incremento en la diversidad a través de líneas mejoradas (Fig. 18 C).

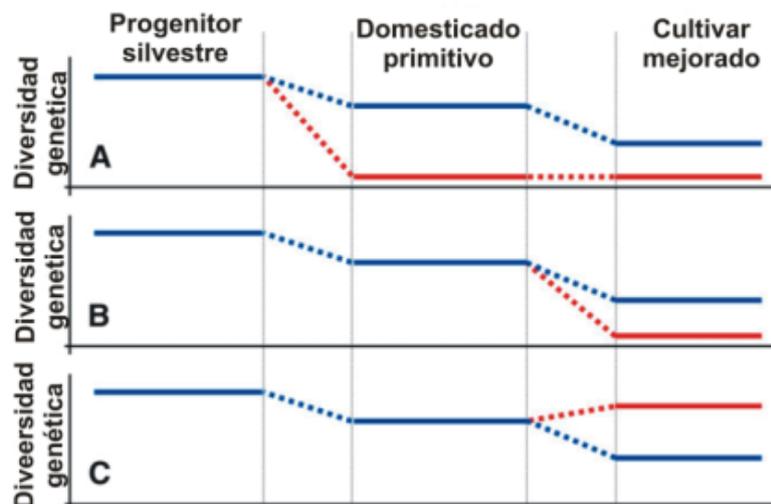


Figura 18. Representación esquemática de la pérdida de la diversidad prevista a través de líneas cultivares durante la evolución de los cultivos. Las líneas azules representan la diversidad de un locus neutral selectivo, y la línea roja muestra a un gen hipotético bajo selección. (A) Es la reducción en la diversidad de un gen neutral y de un gen que experimentó la selección durante la domesticación, (B) Es la reducción de la diversidad esperada para un gen que experimentó una fuerte selección direccional durante el mejoramiento, y (C) el caso especial en la cual la diversidad genética es mantenida o aun incrementada a través de las líneas debido a la selección divergente y los posibles efectos de introgresión durante el mejoramiento.

Para efectos de fechar, las copias genómicas de la selección han sido efectuadas en un pequeño grupo de taxa usando tanto el genotipo o la secuencia basada en esta técnica. Por ejemplo, un análisis de la diversidad SSR en *Sorghum bicolor* “sorgo” revela que casi 15% de los locus analizados tuvo evidencia de una selección pasada. Un análisis similar basado en secuencias, sin embargo, fracasó en encontrar la evidencia de la selección, posiblemente debido a los efectos de confusión de la estructura poblacional, migración, y profundidad limitada de muestreo. Para el maíz, un análisis basado en SSR y un análisis de variación de secuencias han producido un número de candidatos prometedores para los genes relacionados a la domesticación.

Retornando al tema del momento de la selección, dos estudios hasta ahora se han usado en muestras estratificadas para investigar si la selección ocurrió durante el período inicial de la domesticación o durante el subsiguiente período de mejoramiento. En un caso se uso una fotografía basada en SSR de líneas de girasol silvestre, primitivo y mejorado para documentar la ocurrencia probable de barridos selectivos múltiples de postdomesticación a lo largo de un solo grupo ligado, probablemente debido a la selección reciente sobre los rasgos de los aceites de la semilla. En otro caso, se realizó un análisis basado en secuencias que los permitió identificar ocho genes que tienen evidencia de selección durante la domesticación del maíz así como también 10 genes que tuvieron evidencia de selección durante el subsiguiente período de mejoramiento.

El inconveniente principal de la técnica de copiar el genoma es que esto no provee información directa sobre los efectos fenotípicos de los genes de interés. Una vez identificados, los efectos de estos genes deben ser investigados usando una combinación de herramientas bioinformáticas, datos de mapas genéticos, y las técnicas genéticas inversas. Una segunda preocupación en identificar genes bajo selección basados sobre una copia del genoma es la posibilidad de resultados positivos falsos. Afortunadamente, el uso combinado de pruebas estadísticas múltiples puede hacer más pequeño la tasa de resultados positivo falsos significativamente comparado con el uso únicamente de una sola prueba. A pesar de estos gajes del oficio, el resto de copias del genoma permanecen en una opción atractiva para la identificación de genes que estaban probablemente involucrados en la evolución del cultivo porque estos evitan muchas de las limitaciones de clonación basados en mapas y también obvian la necesidad para una identificación a priori de los genes candidatos.

Las investigaciones realizadas hasta ahora muestran la divergencia de los fenotipos en diferentes especies que están controladas por genes que han sido funcionalmente conservadas por miles de años de domesticación y evolución a través de vías diferentes. Los ejemplos están presentes en las familias con un numero grande de especies

domesticadas: las leguminosas, con 41 especies domesticadas incluyendo la soya, frijol, arveja y lenteja; las poáceas, que comprende a los principales cultivos del mundo como el arroz, trigo, maíz, así como la cebada, mijo y sorgo; las solanáceas con 18 especies domesticadas incluyendo la papa, tomate, pimientos y berenjena; y las brassicáceas con 18 especies domesticadas que comprende a la canola, col, coliflor y la especie modelo no domesticada *Arabidopsis thaliana*.

CAPÍTULO IV

EL SÍNDROME DE LA DOMESTICACIÓN

La domesticación es generalmente considerada como el límite de una serie continua que comienza con la explotación de plantas silvestres, continúa con el cultivo de plantas seleccionadas a partir de ambientes silvestres pero que todavía no son diferentes genéticamente de las formas silvestres, y termina en la fijación de rasgos, a través de la selección de ciertas características morfológicas y aun genéticas de interés para el hombre, y esto es lo que posteriormente distingue a una especie domesticada de su progenitor silvestre. Estas diferencias constituyen el llamado **síndrome de la domesticación** y generalmente hacen que las plantas domesticadas tengan menores capacidades de supervivencia en ambientes silvestres, por tanto, se han hecho dependientes del hombre para su crecimiento y reproducción.

Tal como había sido aludido por Darwin (1859), las plantas más intensamente domesticadas han perdido su habilidad para sobrevivir por si mismas a diferencia de las formas silvestres. El hombre para cumplir a cabalidad sus necesidades de alimento, cobijo, y vestimenta, quizá inadvertidamente seleccionó cultivos que prosperaban notablemente bien en campos cultivados, pero no eran capaces de crecer y reproducirse exitosamente por más de algunas estaciones en ambientes naturales fuera del cuidado del hombre, quienes les proveían un adecuado campo de cultivo para las semillas y una reducción de la competición de malezas. Entonces, ¿Cuáles han sido las características que han sido modificadas como resultado de la selección bajo cultivo que han hecho a las especies cultivadas tan inadaptados a la vida silvestre? Como resultado de esta selección, muchas plantas domesticadas realmente muestran varios de estos rasgos. Debido a repetidas incidencias en cultivos ampliamente diferentes, estos rasgos compartidos representan la herencia del síndrome de la domesticación.

Los dos componentes más importantes del síndrome de domesticación de los cultivos propagados por semillas son la dispersión de la semilla y la dormancia. Los tipos domesticados están caracterizados por la pérdida de la capacidad de dispersión de la semilla en la madurez. Esta retención de las semillas es realizada de diferentes maneras dependiendo del cultivo. Por ejemplo, en los cereales, un raquis resistente impide la desarticulación de la inflorescencia y la dispersión de las semillas. Inversamente, en las gramíneas silvestres, un estrato de abscisión se forma entre cada sitio sucesivo de la inserción de la semilla. En la madurez, este estrato causa que el raquis se rompa y consecuentemente se dispersen las semillas. Asimismo, las semillas de las plantas domesticadas exhiben poco o ningún letargo comparado con sus progenitores silvestres, que usualmente tienen semillas altamente dormantes. Por otro lado, la dormancia impide la

germinación prematura, lo cual puede ser particularmente importante en años desfavorables, caracterizados, por ejemplo, por condiciones secas incapaces para sostener el crecimiento de las plántulas. Por otra parte, la pérdida de dormancia de las semillas promueve la germinación simultánea y una población más uniforme y, por lo tanto, una cosecha simultánea que reduce gastos de tiempo y dinero.

Entre otros rasgos involucrados en el proceso de domesticación de las plantas cultivadas observamos que estas generalmente tienen un hábito de crecimiento más compacto, con ramas más cortas y en menor número que sus parientes silvestres. El caso más extremo es el maíz. El *teosinte*, el pariente silvestre del maíz, tiene un hábito de crecimiento altamente ramificado, lo cual hace contraste notablemente con el único tallo del maíz domesticado (ver Figura 19). Otro ejemplo es el progenitor de algunos cultivos de leguminosas, que es una planta tipo enredadera con largas ramas volubles. Este hábito de crecimiento se mantiene en algunas plantas domesticadas, pero en forma grandemente atenuada en las variedades trepadoras. Las mismas especies domesticadas a menudo incluyen fenotipos arbustivos o fenotipos achaparrados. La etapa más reciente de esta tendencia hacia un hábito de crecimiento más compacto esta proveído por el desarrollo de tipo de plantas ideales (ideotipo) en los cultivos. Donald (1968) propuso que estos hábitos de crecimiento simultáneamente aumentan la productividad de plantas individuales y disminuyen la competición entre plantas. Una consecuencia de esta tendencia es el incremento en el índice de la cosecha en los cultivos, la proporción de la parte cosechada (ejemplo, los granos) del total de la biomasa sobre el suelo. Mientras que las plantas silvestres típicamente tendrían un índice de cosecha de alrededor del 20-30 %, el avance de los cultivares contemporáneos muestran un índice de cosecha de 60 % o más.



Figura 19. Izquierda, progenitor silvestre del maíz (simpódica). Derecha, maíz actual (monopódica)

La presencia de compuestos tóxicos no ha sido un mayor impedimento para la domesticación, las cuales son evidenciados en varios cultivos que aun contienen estos compuestos, aunque en muchos casos en niveles reducidos. En estos casos, el proceso de domesticación ha incluido no sólo la selección para la característica usual del síndrome, sino que también el desarrollo de un proceso de desintoxicación. Es posible que en ciertos casos este proceso pudiera haber sido inventado antes de la domesticación. El procesamiento de los alimentos es conocido entre los recolectores y cazadores (Johns y Kubo 1988). Por ejemplo, los nativos de California solían moler y lavar las bellotas del roble para quitar los taninos. Ejemplos de cultivos con reducida toxicidad siguiendo a la domesticación incluyen a la yuca (Wilson y Dufour 2002), el pallar (Vanderborght 1979) y los chochos o tarwi cuyas semillas los incas remojabán y luego o desaguaban hasta quitarles las sustancias amargas, práctica que hasta la fecha se mantiene.

Un rasgo que recientemente ha recibido algo de atención como parte del síndrome de la domesticación es la interacción entre la planta hospedera y los agentes patógenos u otros microorganismos, como las micorrizas y *Rhizobium*. Algunos estudios preliminares han sido dirigidos a sugerir que estas interacciones ha cambiado el nivel genético. Esto implicaría que la selección recíproca entre el hospedero y el microorganismo pudo haber conducido a la coevolución y la adaptación del hospedero y el microorganismo, respectivamente.

Pero una de las características más importantes de la evolución de los cultivos es el cambio en el sistema reproductivo de las plantas involucradas. Usualmente, hay un cambio hacia un incremento de la autopolinización (como en el tomate y pimiento) o el reemplazo de la reproducción sexual por la reproducción vegetativa, como en la banana/plátano o la yuca. La autopolinización o reproducción vegetativa asegura tres objetivos. **Primero**, que estos pueden asegurar su reproducción aún bajo condiciones desfavorables. Este sería en el caso que el cultivo se enfrente con condiciones ambientales desfavorables para la fertilización cuando estos son diseminados en áreas nuevas sin los polinizadores correspondientes. **Segundo**, la seguridad de la presencia del tipo de polinización cruzada con sus parientes silvestres u otros tipos domesticados que podrían ser mantenidas por los agricultores. **Tercero**, los frutos podrían ser más apetitosos, como en el caso de las bananas donde la esterilidad ha logrado eliminar las semillas del fruto.

Otro rasgo agronómico, es el rendimiento. Además del índice de la cosecha ya mencionado, otras características han desempeñado un papel influenciando en el

rendimiento. Los órganos cosechados en las plantas domesticadas son usualmente mucho más grandes que la de sus contrapartes silvestres. Por ejemplo, las semillas de los cereales domesticados pueden tener 5 a 10 dobleces (mayor número de flores en una espiguilla) mayor que la de sus parientes silvestres. Debido a que el tamaño de la semilla es positivamente correlacionado con el rendimiento, la selección por el incremento en el tamaño de la semilla pudo haber conducido al incremento en la producción, aunque la compensación del componente de rendimiento puede reducir la magnitud de este incremento. La heredabilidad del tamaño de la semilla es usualmente alto, así, el incremento dado en el tamaño de la semilla en la producción pudo haber sido relativamente independiente de las condiciones ambientales. Otros rasgos que afectan el rendimiento son las características influenciadas por la arquitectura de la inflorescencia como el cambio de sentido en la esterilidad (reversión), los cuales han operado en el maíz y cebada, y el incremento en el tamaño de la inflorescencia, como en el maíz y mijo (*Pennisetum glaucum*).

¿Cómo entonces se ha logrado el rendimiento bajo domesticación? Existen pocos registros históricos que miden la productividad en terrenos no disturbados por el hombre, lo cual representaría la línea base para esta pregunta. En la actualidad el rendimiento de una especie de arroz silvestre (*O. nivara*) en India, es aproximadamente 1 t/ha. Campos de arroz silvestre (*Zizania palustris*) en América del Norte rinde sólo 0.02-0.14 t/ha. (Hayes et al., 1989). Los parientes silvestres de los cereales domesticados en el Creciente Fértil hoy día producen alrededor de 0.5-0.8 t/ha. Araus et al., (2001) estimó el rendimiento de trigo de hace 10 000 años siendo alrededor de 1.5 t/ha. Estos números son similares a aquellos deducidos de las tabletas cuneiformes, promediando en cerca de 2 t/ha hace 4 400 años. Con el tiempo, estos rendimientos realmente disminuyeron a 1.2 t/ha hace 4 100 años AC., y 1 t/ha hace 1 700 años. Los rendimientos comunes de trigo en el área del Éufrates han sido alrededor de 1 t/ha. Este declive ha sido atribuido a la salinización de la tierra. Esta observación acentúa la dificultad en distinguir entre los efectos genotípicos y los efectos ambientales en la valoración de la evolución del potencial de rendimiento. Por el contrario, los rendimientos del arroz moderno son alrededor de 3 000 Kg/ha en India y 6 000 Kg/ha en China. Los rendimientos comunes de trigo son de 2 000 Kg/ha en Turquía, 3 000 Kg/ha en Siria, y 4 000 Kg/ha en los Estados Unidos. Esto significa que casi el 50% de los incrementos en el rendimiento puede ser atribuido a la mejora genética.

Basado en los datos del largo de la mazorca, Evans (1993) estimó el rendimiento del maíz en aproximadamente 1 t/ha hace unos 1 000 años y entre 0.5-0.6 t/ha hace aproximadamente 2 000 años. Hace tres mil años, los rendimientos del maíz fueron aproximadamente de 0.4 t/ha. Además, los estadios iniciales de la domesticación del maíz

(hace más de 6 000 años), los cuales fueron caracterizados por la fijación a través de la selección de genes con mayores efectos sobre la arquitectura de la inflorescencia, pudo haberse distinguido del incremento inicial rápido en la producción. En un análisis de los primeros restos de la mazorca (5 400 años, ^{14}C) en Guilá Naqitz, Benz (2001) observó que las tres muestras encontradas estuvieron fijadas por un raquis duro (poco quebradizo) y la presencia de cúpulas fructíferas poco hundidas, dos rasgos de la domesticación. La muestra sin embargo, fue heterogénea por el número de espiguillas por cúpula. Por ejemplo dos inflorescencias tenían una espiguilla por nodo (y fue, por consiguiente, dísticas o de dos filas), mientras que la tercera inflorescencia tuvo dos espiguillas por nodo (y fue, por consiguiente, de cuatro hileras). Este incremento en el número de semillas por inflorescencia, la cual está positivamente correlacionado con el rendimiento de la semilla, apunta a un incremento en la producción inicial durante el proceso de domesticación. Estas observaciones sugieren que la tendencia global del rendimiento en el maíz durante y después de la domesticación inicial puede haber abarcado tres fases principales: **(i)** Un incremento inicial claramente rápido, a través de la selección consciente o inadvertida de los mayores genes, **(ii)** seguido por un período de varios milenios con un balance de rendimiento o el progreso limitado en la producción potencial debido a la selección ineficiente de los agricultores, y **(iii)** finalmente, desde el siglo XX, en una era de progreso marcado a través de la aplicación del mejoramiento vegetal moderno. Desde esta perspectiva, una tendencia a largo plazo similar en el rendimiento puede ser postulada para otros cultivos como una consecuencia y aprendizaje de la domesticación.

HERENCIA Y BASES MOLECULARES DEL SÍNDROME DE LA DOMESTICACIÓN

La herencia de las características individuales de la domesticación se ha basado sobre la teoría mendeliana con un análisis de segregacionismo sobre una característica básica individual (Ladizinsky 1985). Este enfoque tuvo limitaciones principales debido a que fue mayormente limitado a rasgos con clases de segregacionismo discreto. Recientemente, sin embargo, la disponibilidad extensa de mapas moleculares de vinculación han permitido la conducción de estos análisis amplios en el genoma basados en el concepto originalmente propuesto por Sax (1923), denominado mapa de genes de rasgos cuantitativos para el establecimiento de las relaciones entre el segregacionismo continuo del rasgo cuantitativo y evaluación del segregacionismo discreto de marcadores genéticos. Con esta estrategia, uno puede analizar rasgos cuantitativos y cualitativos, determinando la magnitud del efecto de genes individuales (o al menos regiones cromosómicas), descubriendo el origen de la contribución del alelo a una característica,

evaluar la proporción global de la variación fenotípica por locus individuales, y las relaciones de vinculación entre los locus para las mismas o diferentes características. Para analizar los rasgos cuantitativos, son necesarias ensayos replicados. Por consiguiente, muchos estudios han sido realizados en poblaciones con segregacionismos permanentes como la duplicación haploide o poblaciones innatas recombinantes. Las desventajas de esta estrategia son que se tiende a sobreestimar demasiado el efecto de los locus individuales (conocidos como características cuantitativas del locus o QTL) y que la posición del cromosoma puede ser imprecisa. No obstante, la asignación del cromosoma en varias instancias ha sido suficientemente precisa para iniciar experimentos de clonación basados en mapas, por ejemplo, para los genes de la domesticación. En otros casos, los QTL mapeados para la resistencia a enfermedades fueron colocalizados con los mayores genes para la resistencia al mismo patógeno y con resistencia génica análoga (Geffroy et al., 1999). Por consiguiente, los análisis QTL son poderosos y suficientemente exactos para analizar características complejas como el síndrome de la domesticación.

Los locus cuantitativos de las características, o mapeo QTL es una manera para estimar las posiciones, números, magnitud de efectos fenotípicos y los modos de acción genética de determinantes individuales que contribuyen a la herencia de rasgos continuamente variables. La tarea fundamental es desenredar la “señal” genética en un locus individual, del “ruido” que resulta de los efectos colectivos de factores poco genéticos tales como variaciones edafológicas microclimáticas y así como también de la medida del error en la valoración de los rasgos continuos.

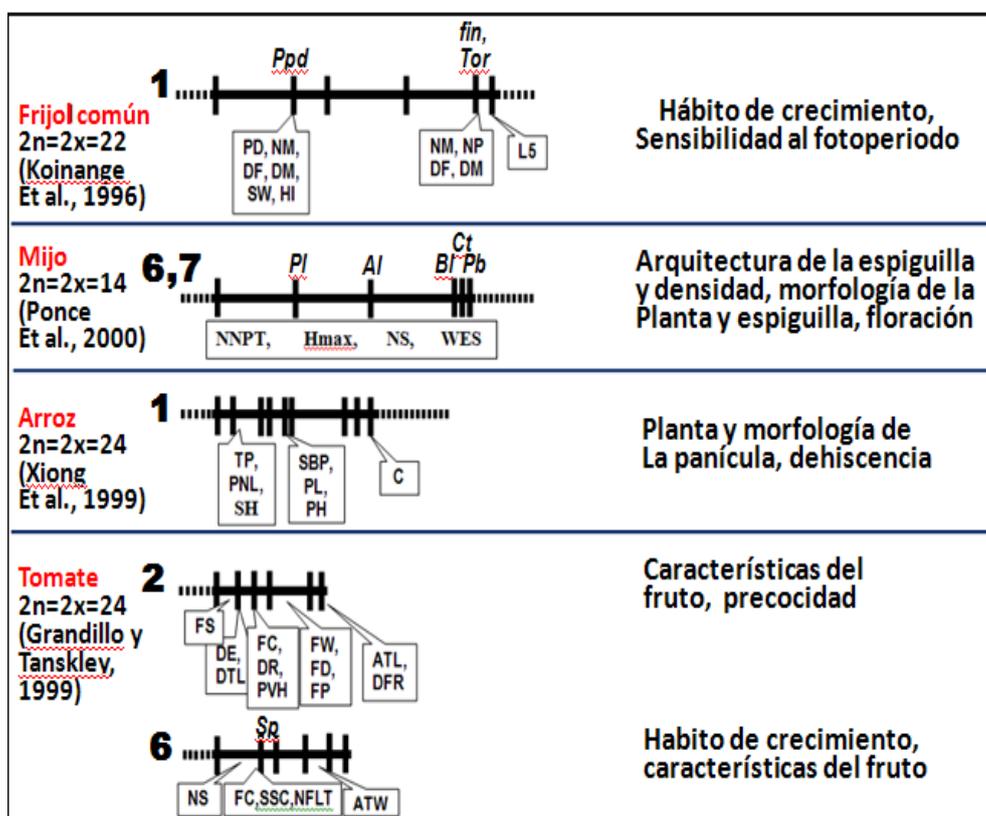
La herencia de las diferencias sorprendentes entre los cultivos y sus progenitores silvestres ha sido estudiada en una gran variedad de cultivos, incluyendo tanto a especies de polinización cruzada (mijo, maíz) y especies autógamias (fríjol común, arroz), usando el método de análisis QTL. Con la excepción del girasol, los resultados parecen ser muy similares entre estos cultivos (ver Tabla 4). El número promedio de QTL por característica es entre dos y cinco, un número relativamente pequeño, lo cual puede ser atribuido a una sensibilidad limitada del método al contrario de los genes de efectos pequeños. Para muchas características, sin embargo, los genes con mayores efectos (R^2 o proporción de la variación fenotípica considerado por los genes individuales es mayor de 25 %; Burke et al. 2002) fueron identificados, con algunos genes que alcanzan un $R^2 > 50\%$. El efecto genético total determinado se encuentra entre 40 y 50%, una baja estimación tomando los límites sensitivos del análisis QTL.

Tabla 4. Comparación de la herencia del síndrome de domesticación en varios cultivos

Cultivo	Sistema de Polinización	N°. QTL o carácter / gen	Promedio R ² (%)	Total R ² (%)	No grupos ligados
Maíz (2n=20)	Cruzada	5.3	12 (4-42)	50 (34-61)	5
Mijo (2n=14)	Cruzada	2.2	29 (13-64)	57 (25-77)	4
Frijol (2n=22)	Autógama	2.2	23 (13-53)	45 (18-69)	3
Arroz (2n=24)	Autógama	3.7	14 (7-60)	41 (16-72)	5
Girasol (2n=34)	Cruzada	4.3	12 (3-68)	NA	13

Fuente: Doble et al., 1990; Ponce et al., 1998, 2000; Koinange et al., 1996; Xiong et al., 1999; Burke et al., 2002

Esto sugiere que la variación fenotípica en cruza entre progenitores silvestres y descendientes domesticados se basa predominantemente en las diferencias genéticas antes que en los efectos ambientales. Una observación notable es que algunos genes de domesticación parecen agruparse en un número relativamente pequeño de cromosomas como puede verse en la siguiente figura.

**Figura 20.** Ligamiento entre genes que controlan el síndrome de domesticación en varios cultivos.

La aparente excepción presentada por el girasol se refiere a dos elementos de este patrón de la herencia. Primero, que el número de genes con efectos mayores fue mucho más pequeño que en otros cultivos estudiados y, segundo, aunque los genes de la domesticación mostraron agrupamiento, estos parecen estar distribuidos sobre un largo número de cromosomas. Se puede especular que la herencia del síndrome de domesticación es una reflexión del proceso mismo de la domesticación. Por ejemplo, la presencia de genes con grandes efectos pudo haber facilitado la rápida selección consciente o inconsciente de las características durante la domesticación. Inversamente, la presencia de estos genes puede haber sido sujeta a una fuerte presión de selección. El girasol, comparado con los otros cultivos, pudo haber experimentado un proceso más lento de domesticación, lo cual no requirió la presencia de los genes principales o mayores. Algunos investigadores han sugerido que la vinculación de los genes de domesticación podría ser importante en los cultivos de polinización cruzada debido a que podría mantener la cohesión de algunos elementos esenciales del síndrome de domesticación cuando se confrontan las repetidas hibridaciones de progenitores silvestres simpátricos. La vinculación delimitaría la recombinación y ayudaría en la recuperación de tipos domesticados en la progenie de estas cruces.

Una consecuencia adicional de la hibridación es la transferencia de genes en *pools* genéticos diferentes, los cuales pueden permitir la expresión de nuevas interacciones epistáticas que sólo serían activas cuando los genes diferentes para la domesticación coexistan dentro del mismo cromosoma. Un ejemplo de este caso ha sido proveído por Lukens y Doebley (1999), quienes retrocruzaron dos alelos no ligados de teosintes que afectan el hábito de crecimiento de la planta (ramificación) con un maíz domesticado retrocruzado. El alelo *tb1* tuvo un efecto aditivo fuerte por sí mismo, pero el segundo alelo del *teosinte* sólo tuvo un efecto fenotípico en la presencia del alelo *tb1*. Esto permitió a los investigadores sugerir que la domesticación involucró no sólo la selección sobre genes individuales sino que también involucró genes complejos. También observaron que las plantas con el alelo del teosinte fueron fenotípicamente más plásticas que sus contrapartes con el alelo del maíz. Esta observación puede extenderse a otros genes para la domesticación y es de importancia en los esfuerzos actuales de introducir la diversidad genética adicional de tipos silvestres. Al procurar esto, tanto la magnitud como la variación de la expresión de los rasgos deben ser consideradas.

Tanto la hibridación y la selección han estado involucrados en el origen de los cultivos y el proceso de domesticación desde los primeros tiempos. El trigo, que es un hexaploide ($2n = 6x = 42$ cromosomas), surgió a través de una hibridación fortuita entre el

trigo tetraploide (*Triticum turgidum* ssp. *dicoccum*, $2n = 4x = 28$) y la gramínea diploide (*Aegilops tauschii*, $2n = 2x = 14$), una de las primeras malezas en los campos de trigo. Nuevos grupos de bananos y plátanos se desarrollaron cuando la banana diploide domesticada (genoma AA) se propagó dentro de un rango de hábitat de las especies silvestres de *Musa balbisiana* (genoma BB), produciendo los triploides AAB y ABB. Las modernas fresas (*Fragaria X ananassa*) son una consecuencia de la hibridación entre la especie norteamericana *F. virginiana* y la especie sudamericana *F. chiloensis* que han sido especies aisladas geográficamente, pero que debido a que fueron cultivadas en jardines europeos muy cercanos llegaron a hibridarse.

De la misma manera que la hibridación y selección, la poliploidía ha afectado la evolución de los cultivos, aunque los efectos no pueden ser específicos en la domesticación esto también refleja la alta frecuencia de poliploidía entre las especies de angiospermas. Las estimaciones de la frecuencia de poliploidía entre las angiospermas se extendieron aproximadamente de 30 a 80% con una media de 50%. Hilu (1993) mostró que la frecuencia de poliploides entre cultivos es comparable con las de las angiospermas en general. Además, no hubo diferencias en las frecuencias cuando se consideran el origen taxonómico, hábitat, ciclo de vida (anual, perenne), y estrategia reproductiva. Además de los atributos generales responsables para el éxito de los poliploides, algunos factores específicos actúan sobre el éxito de los poliploides como plantas cultivadas. Por ejemplo, los poliploides han aumentado la heterocigocidad, lo cual a su vez puede ser asociado con la heterosis. La naturaleza de esta heterocigocidad difiere, sin embargo, entre autopoliploides (llevándose a través de la hibridación que involucran progenitores coespecíficos) y los alopoliploides (provenientes de cruza que involucran especies con cromosomas divergentes). En los primeros, el incremento de la heterocigocidad resulta de la herencia polisómica, mientras que en el último, la heterocigocidad resulta de la combinación de diferentes subgenomas en un solo cromosoma. El modo de origen de los autopoliploides tiene un efecto sobre el nivel de heterocigocidad transferido a la progenie. Por ejemplo, los niveles de heterocigocidad han sido correlacionados con el rendimiento del tubérculo de la papa. Una segunda característica importante es la extensión de la amplitud ecológica de especies por la poliploidización. El trigo (*Triticum aestivum*, con un cromosoma AABBDD) es un cultigen, un tipo de planta que crece sólo bajo cultivo. Proviene de la hibridación entre el trigo emmer, un tetraploide domesticado, con un genoma AABB, y una especie silvestre, con un genoma DD. Esta hibridación tuvo lugar cuando la agricultura se dispersó fuera del Creciente Fértil a áreas adyacentes. En este caso particular, el trigo *emmer* se dispersó del Creciente Fértil a la región del Mar Caspio. La adición del cromosoma D amplió la adaptación del trigo *emmer* para establecerse

mayormente en climas continentales que en climas mediterráneos en los cuales éstos se adaptaron. Actualmente también se ha llegado a adaptarse a más regiones, con veranos más calientes e inviernos más severos.

El trigo usado en la preparación del pan sirve para ilustrar un rasgo adicional de poliploidía, concretamente una oportunidad para el estudio de las interacciones adicionales epistáticas entre los cromosomas. Las proteínas de las semillas llamadas gluteninas están presentes en la harina de trigo con un cierto tipo de elasticidad que atrapa burbujas de CO₂ resultado de la fermentación del azúcar por la levadura. Como consecuencia, la masa se levanta y crea un tipo más ligero de pan después de hornear. Esta propiedad es desconocida en los dos progenitores del hexaploide, sugiriendo que este proviene de una interacción entre genes de los dos progenitores. Un ejemplo adicional está dado por el algodón. Un análisis QTL conducido en una cruce entre el algodón de altura o *upland* (*Gossypium hirsutum*) y el algodón pima, *Tangüis* (*Gossypium barbadense*) (ambas especies con cromosomas AADD) mostraron que la mayoría de los QTL para el rendimiento de la fibra y la calidad se originaron en el cromosoma D, a pesar de que sólo el progenitor del cromosoma A produce la fibra flexible. Las interacciones entre las fibras QTL del cromosoma D y los genes en el cromosoma A dejaron que el gen del cromosoma D se exprese. Jiang et al. (1998) sugieren que la razón para que los QTL procedan predominantemente del genoma D fue debido a la fijación de alelos "favorables" en las especies de genoma A. La ausencia de la expresión fenotípica para la producción potencial de fibra pudo haber impedido la selección, y, por consiguiente, la fijación de estos alelos en el progenitor del cromosoma D.

CONTROL GENÉTICO Y ORGANIZACIÓN DEL SÍNDROME DE DOMESTICACIÓN

Numerosos análisis genéticos cuantitativos han sido enfocados sobre características individuales que están relacionados a la domesticación, pero análisis comprensivos de la herencia del síndrome de domesticación como un todo, son escasos. Aunque el síndrome de la domesticación está asociado con alteraciones dramáticas en la morfología de las plantas, las investigaciones han mostrado que el control genético de los rasgos relacionados son a menudo relativamente simples e involucra comparativamente pocos genes cualitativos y cuantitativos con efectos fenotípicos mayores (ver tabla 4). Por ejemplo, en un análisis de diferentes cereales Ladizinsky (1985) encontró que la dispersión de la semilla fue controlada sólo por uno de los tres genes mayores. El advenimiento de los mapas ligados moleculares y la identificación de los locus cuantitativos de las características (QTL) y las técnicas de mapeo han permitido análisis más detallados y comprensivos. Los rasgos de domesticación que parecen estar controlados por un número

limitado de genes en los diversos cultivos incluyen el tiempo de floración, tamaño de semilla y dispersión en el maíz, arroz y sorgo; el hábito de crecimiento, la sensibilidad al fotoperiodo y dispersión de la semilla, tamaño, la dormancia y el color en el frijol común; la arquitectura de la planta en el maíz; dispersión de la semilla, arquitectura de la planta, peso y morfología de la espiga en mijo; hábito de crecimiento, peso y forma del fruto en tomate; y peso, forma, color y espiniscencia del fruto en berenjena. Muchos de estos QTL parecen ser el resultado de genes mayores, así como sus acciones que dan razón en una proporción abrumadora de la variación fenotípica.

Tabla 5. Características del síndrome de la domesticación controlada por un número limitado de genes.

Característica	Cultivo	Característica	Cultivo
Hábito de crecimiento, arquitectura de la planta, altura	Arroz	Color del fruto/semilla	Frijol
	Maíz		Berenjena
	Mijo	Tamaño de la semilla	Arroz
	Frijol		Maíz
	Tomate		Sorgo
Tiempo de floración, sensibilidad al fotoperiodo	Arroz		Frijol
	Maíz	Morfología de la semilla	Cereales
	Sorgo		Arroz
	Frijol		Maíz
Tamaño de panícula/espiga	Arroz		Sorgo
	Mijo		Mijo
Morfología de la espiga	Mijo		Frijol
Tamaño de fruto	Tomate	Dormancia de la semilla	Frijol
	Berenjena	Espiniscencia de la planta	Berenjena
Morfología del fruto	Tomate		
	Berenjena		

Cuando es considerada la acción conjunta de varios *locus* para un solo rasgo, es evidente que el único *locus* genético es responsable de una proporción abrumadora de la variabilidad observada en los rasgos de domesticación. Por ejemplo, se encontró con que sólo cuatro QTL explican el 72% de la variación total para la altura de la planta en el arroz. En el frijol común, 36 y 48 % de la variación para la altura y longitud de la semilla, fueron

explicados respectivamente para cada rasgo por la acción colectiva de tres QTL diferentes. De modo semejante, en mijo el 77% de la variabilidad fenotípica en el peso de la espiga fue contabilizado que se debe a sólo tres *locus*. Estos resultados indican que, conforme se comparan los factores genéticos, el componente ambiental de la variación fenotípica para tales características puede ser relativamente pequeño. Estas evidencias sugieren que la domesticación y evolución de las plantas cultivadas en varias especies fueron condicionadas por mutaciones altamente heredables con efectos morfológicos mayores en un número limitado de *locus*.

Genes mayores versus genes menores

Las investigaciones han revelado que numerosas características que distinguen las plantas cultivadas de sus parientes silvestres son frecuentemente controladas por un número relativamente pequeño de locus con efectos de magnitud desigual. Muchas características cualitativas son controladas por un locus Mendeliano tales como la dehiscencia de las semillas en el sorgo y mijo. Pero aun las características que son usualmente considerados de exhibir herencia cuantitativa involucran pocos QTL de grandes efectos, además de otros genes de efectos más modestos. El estudio genético de una población F₂ derivado de una cruce del maíz con su progenitor silvestre, el teosinte, revelo que las características de la domesticación están controladas por 5 segmentos cromosómicos (ver Tabla 6). Uno de los mayores QTL, **tb1**, condiciona la dramática alteración en su arquitectura, de plantas ramificadas con numerosos tallos a plantas con un simple tallo tal como ahora lo conocemos.

Similarmente en el frijol, la dispersión de la semilla (dehiscencia de la vaina), dormancia de la semilla y sensibilidad al fotoperiodo, están determinados por unos pocos locus con efectos de gran magnitud. En *Solanum melongena* "berenjena", la mayoría de las diferencias fenotípicas dramáticas en el peso del fruto, forma, color e indumento espinoso que distingue a la berenjena domesticada, de su pariente silvestre *S. linnaeanum*, puede ser atribuido a seis locus con grandes efectos. Sobre estas bases, las primeras domesticaciones probablemente han sido un proceso que involucró genes mayores, mientras que los subsecuentes cambios pudieron haber ocurrido por las acumulaciones de mutaciones menores. Algunas características en la domesticación resultan de la pérdida de la función del tipo silvestre y están asociados con mutaciones recesivas.

Tabla 6. Regiones genómicas mostrando los agrupamientos de los QTL para las características domesticadas.

Cultivo	Biología	Mapeo trazado (domesticado X silvestre)	Grupo	Atributos de las características correspondientes
Maíz	Alógama $2n=4x=20$	F_2 : <i>Zea mays</i> ssp. <i>mays</i> X <i>Z. mays</i> ssp. <i>Parviglumis</i>	Chr 1 Chr 2S Chr 3L Chr 4S Chr 5	Dehiscencia, habito de crecimiento, patrón de ramificación, arquitectura de la mazorca y espiguilla Numero de hileras de granos Habito de crecimiento, arquitectura de la mazorca Dureza de la gluma (tag1) Arquitectura de la mazorca
Frijol	Autógama $2n=2x=22$	F_2 : <i>Phaseolus vulgaris</i> cultivado X <i>P. vulgaris</i> silvestre	LG D1 LG D2 LG D7	Habito de crecimiento y fenología Dispersión de la semilla y dormancia Tamaño y longitud de la vaina
Arroz	Autógama $2n=2x=24$	F_2 : <i>Oryza sativa</i> X <i>O. rufipogon</i>	Chr 1 Chr 3 Chr 6 Chr 7 Chr 8	Habito de crecimiento (brotes y altura), dehiscencia, arquitectura de la panícula Dehiscencia, arquitectura de la panícula, precocidad Dehiscencia, arquitectura de la panícula, precocidad Arquitectura de la panícula Habito de crecimiento (altura), precocidad, dehiscencia
Mijo	Alógama $2n=2x=14$	F_2 : <i>Pennisetum glaucum</i> ssp. <i>glaucum</i> X <i>P. glaucum</i> ssp. <i>monodii</i>	LG 6 LG 7	Dehiscencia, arquitectura de la espiguilla, peso de la espiga, habito de crecimiento Arquitectura de la espiguilla, tamaño de espiga, habito de crecimiento y fenología
Girasol	Alógama $2n=2x=34$	F_3 : <i>Helianthus annuus</i> var. <i>macrocarpus</i> X <i>H. annuus</i> var. <i>annuus</i>	LG 17 LG 09 LG 06	Dehiscencia, dominancia apical, peso del aquenio, precocidad Tamaño y peso del aquenio, habito de crecimiento, tamaño del capitulo Habito de crecimiento, tamaño y peso del aquenio, precocidad, tamaño del capitulo
Berenjena	Autógama $2n=2x=24$	F_2 : <i>Solanum melongena</i> X <i>S. linnaenum</i>		Ninguna colocalización

Distribución aglomerada de QTL

Otro rasgo interesante de la herencia de las características de la domesticación en las plantas cultivadas, es que los *locus* para tales características están frecuentemente agrupados en pocas regiones cromosómicas (Tabla 6). Este patrón de correlaciones genéticas a lo largo de las características debido al ligamiento ha sido documentado en algunos casos de domesticación. La investigación en varios cultivos ha mostrado que los genes que controlan las características relacionadas con la domesticación están frecuentemente aglomerados o vinculados dentro del genoma. En el frijol común, Koinange

et al. (1996) encontraron que los genes del síndrome de domesticación no estaban distribuidos al azar a lo largo de todos los cromosomas; sino concentrados principalmente en tres lugares genómicos. Una región controlaba el hábito de crecimiento y tiempo de floración, otro estaba involucrado en la dehiscencia de la semilla y la dormancia, y un tercero controlaba el tamaño de la vaina y de la semilla. Un agrupamiento similar ha sido observado en los genomas del maíz y del arroz. En un ejemplo particular impactante, un solo intervalo de **16 cM** del cromosoma 1 contenía un locus para seis rasgos diferentes incluyendo la dehiscencia y altura de la planta. El mijo también provee ejemplos de ligamiento de las características del síndrome de la domesticación. En este cultivo, casi todos los QTL para la arquitectura de la espiguilla y la dehiscencia, más los *locus* adicionales para la morfología de la espiga de la planta y el tiempo de floración fueron ubicados en dos de los grupos pequeños ligados, LG 6 y LG 7. Otros dos grupos ligados contienen grupos de *locus* con efectos principales en la morfología del hábito de crecimiento, la espiga y el tiempo de floración. Cada uno de estos segmentos identificados tiene un efecto sobre las características relacionadas pero también sobre aquellas no relacionadas, sugiriendo que estos pueden llevar una sola mutación con efectos pleiotrópicos o varias mutaciones en genes ligados. Así, parece ser que la domesticación es a menudo controlada por un número limitado de regiones cromosómicas con efectos fenotípicos mayores. Para algunos rasgos el aparente agrupamiento puede ser el resultado de un solo gen con efectos pleiotrópicos. Sin embargo, dado el número creciente de ejemplos de rasgos vinculados a la domesticación, es difícil que la pleiotropía sea la explicación exclusiva para la aglomeración de *locus* del síndrome de domesticación. Los ligamientos entre QTL domesticados parece haber evolucionado bajo una fuerte selección, especialmente en especies alógamas. De acuerdo a la tabla anterior, la berenjena es un cultivo predominantemente autógama y no provee evidencia fuerte para la colocación de las características del síndrome de domesticación.

Se ha postulado que las especies con un bloque de características de adaptación ligadas pudieron haber sido favorecidas durante el proceso de domesticación porque tales ligamientos facilitaron la selección. Al contrario de los resultados para el frijol, arroz y el mijo, ningún agrupamiento similar de los rasgos de domesticación fueron observados en la berenjena. Esta diferencia puede ser porque la berenjena, a diferencia del arroz y el mijo, es un cultivo primordialmente autógamo. Se ha propuesto que los rasgos ligados a la domesticación sólo pudo ser una ventaja para la adaptación de los cultivos alógamos como aquellos cultivos que habrían tenido la mejor probabilidad de haber sufrido la introducción de genes inadaptados de cruces con el ancestro silvestre. Tales cruzamientos alógamos interferirían con la regeneración continuada de los tipos cultivados.

En conclusión, los resultados de las investigaciones es que los rasgos relacionados con la domesticación son altamente heredables, gobernados relativamente por pocos *locus* con efectos fenotípicos mayores y están a menudo aglomerados dentro del genoma, lo que sugiere que la domesticación puede haber ocurrido muy rápidamente para algunos cultivos. Según Gepts (2002), la rapidez con la cual una especie dada puede ser domesticada está limitada por la incidencia de nuevos fenotipos favorables, es decir, la tasa de mutación por la intensidad tanto de la selección consciente e inconsciente, y la tasa en la cual los ligamentos entre fenotipos desfavorables y favorables se interrumpen, es decir, la tasa de recombinación. Basados en el descubrimiento de que el tamaño de la semilla, la dehiscencia y la sensibilidad fotoperiódica en sorgo, arroz y maíz están controlados por un pequeño número de locus compartidos con grandes efectos, Paterson et al. (1995) postulan que la domesticación de los cereales, pudo haber ocurrido en poco tiempo, aproximadamente 100 años.

SELECCIÓN INDEPENDIENTE DE REGIONES ORTÓLOGAS BAJO DOMESTICACIÓN

El mapeo genético comparativo provee una apreciación dentro de la evolución de la organización del genoma dentro de las especies investigadas. El armazón de los marcadores moleculares provee una base para evaluar la correspondencia entre las localizaciones de los genes que confieren fenotipos comunes. Muchas investigaciones han resaltado la preservación del orden genético básico, especialmente a través de los cereales. Debido a que los rasgos similares han sido seleccionados durante la domesticación de cultivos pertenecientes a las mismas familias (gramíneas o solanáceas), un conjunto común de locus también pudo haber sido seleccionados bajo domesticación. El registro inicial de QTL ortólogos reportó en que una región genómica que tenía el máximo efecto en el peso de la semilla en el frijolito chino o lactao (*Vigna radiata*) y en el frijol castilla (*Vigna unguiculata*) abarco los mismos marcadores de los fragmentos de restricción polimórficos (RFLP) y en ambas especies ligados en el mismo orden. Trabajos posteriores mostraron que el frijol y la soya también contienen esta región genómica conservada (ver Tabla 6). Otros estudios describieron el análisis molecular comparativo de QTL asociados con la domesticación de tres cultivos, *Sorghum*, *Oryza*, y *Zea*, cada uno de las cuales se encuentran distribuidas en diferentes continentes. La correspondencia fue evaluada entre QTL involucrados en la sensibilidad al fotoperiodo, dehiscencia, e incremento en el tamaño de la semilla. Los genes/QTL que fueron detectados corresponden frecuentemente mucho más de lo que se esperaba que ocurriera por casualidad, sugiriendo que los genes ortólogos (genes homólogos que rastrean a los genes ancestrales comunes como resultado de la especiación, de tal manera que la historia de los genes refleje la historia de las

especies) pueden estar involucrados en la evolución de estos fenotipos. De manera similar, la comparación de las localizaciones genómicas QTL del peso del fruto de la berenjena, forma del fruto, y el color con las posiciones de locus similares en tomate, papa, y pimiento revelaron que 40% de los locus diferentes tienen contrapartes ortólogos putativas en al menos en uno de éstos otros cultivos.

De manera global, los resultados sugieren que la domesticación dentro de cada familia ha sido conducida por mutaciones en un número muy limitado de locus homólogos que han sido conservadas a todo lo largo de la evolución de las diferentes especies. Paterson et al., (1995) en su artículo indica por ejemplo, que la domesticación independiente del sorgo, del arroz, y del maíz implicaron una selección convergente para semillas grandes, redujo la desarticulación de la inflorescencia madura, e insensibilidad al fotoperiodo de día largo. Estos fenotipos semejantes son determinados en gran parte por un pequeño número de QTL que se corresponden estrechamente en los tres taxa. La correspondencia de estos QTL sobrepasa 65 millones de años de aislamiento reproductivo. Este hallazgo apoya modelos de herencia cuantitativa que involucra relativamente pocos genes, obvias dificultades en la clonación de QTL mapeados, e impulsa el mapeo comparativo de fenotipos complejos a través de distancias evolutivas grandes, así como aquellos que separan a los humanos de los roedores y mamíferos domesticados.

Tabla 7. Locus relacionados a la domesticación con conservación genuina a través de las Fabaceae, Poaceae y Solanaceae.

Familia	Centro/origen	Cultivo	Región genómica correspondiente
Fabaceae	África	<i>Vigna unguiculata</i>	Peso de la semilla LG vii
	África	<i>Vigna radiata</i>	LG 2
	China	<i>Glycine max</i>	LG M
	Cercano oriente	<i>Pisum sativum</i>	LG III
Fabaceae	África	<i>Sorghum bicolor</i>	Dehiscencia Masa de la semilla
Poaceae	Mesoamérica	<i>Zea mays</i>	Floración Día corto LGC LGA LGC LGF LGB LGE
	China	<i>Oryza sativa</i>	LGD Chr. 5 Chr. 4 chr.1 chr.1 chr.4 chr.7 chr.1 chr.9 chr.10 chr.9 Chr. 1 Chr. 9 Chr. 2 chr.1 chr.10 chr.2 chr.3,5 chr.3 chr.6
	Sudeste de Asia	<i>Solanum melongena</i>	Peso del fruto Forma del fruto LG2 LG9 LG11 LG2 LG4 LG7 (fw2.1) (fw9.1) (fw11.1) (fl2.1) (ovs4.1) (fs7.1)
Solanaceae	Mesoamérica	<i>S. lycopersicon</i> "tomate"	LG2 LG9 LG11 LG2 LG10 LG7 (fw2.2) (fw9.2) (fw11.1) (ovado) (fs10.1) (fs7.b)
	Mesoamérica	<i>Capsicum sp.</i>	LG2 LG10 (fw2.1) (fs10.1)

Asimismo, existen muchas familias diferentes de reguladores transcripcionales en las plantas, las cuales están involucradas con la domesticación, todos pertenecientes a familias diferentes. Dentro de una familia dada de reguladores transcripcionales, la estructura genética puede ser suficientemente conservada en sus similitudes para poder identificarlos no solo entre géneros de la misma familia, sino entre especies taxonómicas relativamente distantes. Así, por ejemplo, el gen *monoculm1* en el maíz comparte similitudes con el gen LATERAL SUPPRESSOR de *Arabidopsis thaliana* y el tomate, y el gen Q en el trigo es similar al gen APETALA2 (AP2) de *Arabidopsis*. Los genes tipo APETALA2 parecen tener una gran variedad de papeles en el desarrollo de la planta, pero el gen Q es hasta ahora el único gen tipo APETALA2 implicado en la domesticación. Uno de los genes que afectan la dehiscencia en el arroz, qSH1, puede ser un ortólogo del gen REPLUMLESS en *Arabidopsis*. El gen REPLUMLESS está involucrado en la formación de una capa de abscisión de la pared del fruto, mientras que el gen qSH1 afecta la formación de una capa de abscisión entre el pedicelo y la espiguilla. Los genes duplicados de *zfl1* y *zfl2* del maíz son ortólogos a los genes FLORICAULA/LEAFY (FLO/FLY) de las especies de *Antirrhinum* y *Arabidopsis*, entre otros. Entre los efectos diversos que se sugieren a estos genes está el cambio en la filotaxia que produce órganos verticilados durante el desarrollo de las flores. En el maíz, *zfl2* es el gen considerado por su efecto mayor QTL que controla la disposición verticilada versus dos hileras de las espigas femeninas en el maíz versus el teosinte.

Igualmente, el arroz contiene un gen ortólogo *tb1* del maíz, *OstTB1*, que de manera similar al gen del maíz afecta la ramificación lateral. El arroz transgénico lleva una dosis extra de *OstTB1* que produce brotes mucho menos que los normales debido a la sobreexpresión del gen *OstTB1*. Un mutante conocido *fien culm1* (*fc1*) con una producción acentuada de brotes, mapeado en el mismo locus del gen *OstTB1*, sugiere que el gen *fc1* es un alelo del gen *OstTB1*. En la canola, el mayor productor de aceites en sus semillas (*B. napus*) la pérdida de la productividad entre 10 y 50 % puede ocurrir debido a la dehiscencia de las silicuas no sincronizadas y que requieren un manejo intensivo, incluyendo aspersion de desecantes en los cultivos antes de la cosecha y el venteado antes de la separación de las semillas de la paja. *Arabidopsis* ha proveído ser un modelo de utilidad para estudiar el fenómeno donde un regulador transcripcional, el gen FRUITFUL (FUL), media la dehiscencia del fruto inhibiendo la expresión de genes que controlan la dehiscencia. Cuando este regulador transcripcional fue introducido en *B. juncea* este fue sobre-expresado y los frutos fueron indehiscentes. El ajuste más fino de la expresión de este gen en la

canola puede permitir el nivel requerido de dehiscencia post-cosecha que se quiere lograr. Tales manipulaciones intencionales para poner a punto la actividad del gen constituirán verdaderamente un evento de superdomesticación, donde la genética interactúe con el manejo del cultivo y la agronomía. Evidentemente, existe mucho por aprender a cerca de la acción de estos reguladores transcripcionales y, como estos, por otro lado deben ser regulados.

CARACTERÍSTICAS SELECCIONADAS Y CAMBIOS ASOCIADOS CON LA DOMESTICACIÓN

Más allá de ilustrar el proceso de selección que tuvo lugar durante la domesticación, es necesario revisar más sistemáticamente los rasgos que fueron seleccionados. La domesticación, en general, permite la heredabilidad morfológica, fisiológica, genética, y cambio conductual. El número de especies vegetales que han sido domesticados comparados con el número total de especies es muy pequeño.

Actualmente existe algo de 250,000 especies de angiospermas. De esos, menos de 500 han sido sujetos al menos a algunos intentos de domesticación. Las características morfológicas para distinguir especies domesticadas de sus ancestros silvestres han resultado de una selección en diversas etapas del desarrollo de las plantas (Tabla 8). Las mismas características parecen ser ampliamente recurrentes en diferentes cultivos, proveyendo evidencias adicionales que son el resultado de la selección durante la domesticación. Las plantas domesticadas, como el maíz, los frijoles, el trigo, el algodón, las arvejas, y la soya, poseen todas las características incluidos en el síndrome de domesticación. Los cultivos parcialmente domesticados como el nabo y árboles frutales poseen sólo una parte de estas características. Por ejemplo, las semillas del nabo se dispersan aun en la madurez y exhiben algún letargo. En tanto, los árboles frutales están generalmente considerados de haber experimentado domesticación limitada, restringido frecuentemente a las características de su fruto como el tamaño, el color, y la carnosidad.

Tabla 8. Características seleccionadas durante la domesticación de las plantas.

Plantas de tamaño grande, semillas grandes, germinación rápida y uniforme (baja dormancia, menos inhibidores de crecimiento, testa de las semillas más permeables), no dehiscentes, color y formas extraordinarios, perdida de estructuras defensivas (púas, espinas, pelos, etc.) sin semillas (ornamentales), sabrosos, digestibles y toxinas reducidas, incremento de auto polinización (genotipos deseables fijados en la propagación de cultivos con semillas), crecimiento determinado, tiempo de floración uniforme, más semillas, mejor conjunto de semillas, vigor de plántulas, leñosidad reducida, menos ramificación, menos trepadoras, incremento de la ploidia en cultivos propagados vegetativamente.

PRESIÓN DE SELECCIÓN O ETAPA DE DESARROLLO	CARACTERÍSTICAS ESPECÍFICAS
Incremento en la cosecha	Reducción o eliminación de la dispersión de la semilla Cambios en la morfología de la inflorescencia (ej. mas flores) Floración más sincronizada (ej. Ramificación reducida, ramas más cortas)
Incremento del vigor de la semilla	Semillas largas Semillas no dormantes
Sistema reproductivo	Intensidad de día largo Conjunto de semillas más confiables (ej. autopolinización)
Selección humana	Mas colorido, diferentes formas, tamaño largo Reducción de compuestos tóxicos o desagradables Usos diferentes (ej. En el arroz: glutinoso vs. No glutinoso; granos grandes vs. Granos pequeños, aromáticos vs. No aromáticos)

Schwanitz (1966), Purseglove (1968) y Hawkes (1983), entre otros, han provisto tratamientos integrales de los cambios ocurridos bajo domesticación, entre los que figuran:

(1).- La pérdida de mecanismos de dispersión. La reducción de la dispersión de las semillas que es aparente en los cereales cultivados, fue lograda primordialmente por la selección de tipos no dehiscentes. El análisis del control genético de la dehiscencia en estos cultivos ha revelado ejemplos adicionales de conservación de la función de los genes del rasgo de domesticación. El único locus que controla casi todos los fenotipos de dehiscencia en sorgo tiene ortólogos potenciales tanto en el arroz y maíz. Además, otros dos QTLs de la dehiscencia del arroz parecen tener contrapartes en el genoma del maíz. De modo semejante, los locus de dispersión de las semillas en mijo tienen ortólogos putativos en arroz, maíz y/o sorgo. Así aparece que para la dehiscencia, como para muchos otros rasgos, las mutaciones en un número limitado de genes fueron capaces de darle origen a los fenotipos domesticados.

Estos rasgos del raquis poco quebradizos en los cereales, vaina poco dehiscente en frijoles (ver figura 21), son a menudo considerados como la única característica más importante de la domesticación (domesticación en “sentido estricto”). Esta característica no dehiscente hace a una especie dependiente del agricultor humano para su supervivencia. Esto quiere decir, que en lugar de dispersar sus semillas cuando llegan a la madurez, la planta los retiene. Por lo tanto, esas semillas deben ser dispersadas y distanciadas por la acción del trabajo humano (separando la paja del grano y venteando). Por lo tanto, los rendimientos más altos se producen porque el agricultor ahora puede esperar hasta que llegue a madurar

la mayor parte de las semillas. Este rasgo sólo puede evolucionar bajo condiciones particulares de una clase de siega intensiva que favorecen a las plantas que retienen sus semillas, seguido por la siembra de las semillas cosechadas. Todas las formas de cultivo podrían no seleccionarse por este rasgo. Mientras la evolución de esta característica a menudo ha sido atribuida al uso temprano de herramientas de segar (Wilke et al., 1972), la prueba actual sugiere que esta necesidad no es el caso.

El mecanismo de dispersión a menudo implica la pérdida de una zona de abscisión de alguna parte de la planta. Los cultivares modernos de arroz y maíz americanos han perdido las zonas de abscisión dentro de la floración, mientras que en sus parientes silvestres estas zonas se mantienen causando el desprendimiento de sus semillas. Los frutos de los ajíes silvestres se separan fácilmente del receptáculo en la madurez, mientras que los frutos de los ajíes domesticados permanecen firmemente unidos a la planta. En el tomate, la zona de abscisión está en el pedicelo, y la zona de abscisión de los tipos silvestres se ha perdido sólo en los tomates domesticados, o sea relativamente reciente y a través de la acción de los cultivadores de tomate. La abscisión exitosa involucra la formación de una zona de abscisión diferenciada de los tejidos circundantes, seguidos por la separación de las células en esta zona.

Sin embargo, la pérdida de la dispersión no implica siempre la pérdida de una zona de abscisión. Las vainas indehiscentes del frijol común domesticado, resultan de la pérdida de fibras en las suturas y las paredes de las vainas. En los chenopodios silvestres, el periantio persistente se abre para liberar y dispersar el fruto maduro, mientras que en las especies domesticadas el periantio engloba y retiene el grano aun cuando el fruto está completamente maduro. Las brácteas involucrales de los girasoles silvestres vs. girasoles domesticados se comportan similarmente.

Algunos cultivos se siembran y se reproducen por órganos subterráneos, y del mismo modo tienen igualmente mecanismos de dispersión menos eficientes de estos órganos que sus parientes silvestres. En *Arachis*, los frutos se desarrollan bajo tierra debido a que un meristemo en la base del ovario se activa después de la fertilización y produce un gancho geotropicamente positivo las cuáles implantan al fruto en el suelo. En los manís silvestres, después de que el fruto ha sido implantada, la clavija puede extenderse horizontalmente por más de un metro, mientras un meristemo adicional dentro del fruto produce un istmo estrecho, algunas veces de varios centímetros de largo, las que se rompen y separan fácilmente a la vaina en

simples segmentos en la madurez. En los manís domesticados, el istmo es virtualmente inexistente y la clavija es más corta y más resistente, de esta manera los frutos están más cerca de la planta progenitora y pueden ser cosechadas extrayéndolas desde las raíces. Igualmente, en las papas domesticadas, los estolones son más cortas que en las especies silvestres, y por ende los tubérculos están más cercanamente unidos a la planta progenitora.

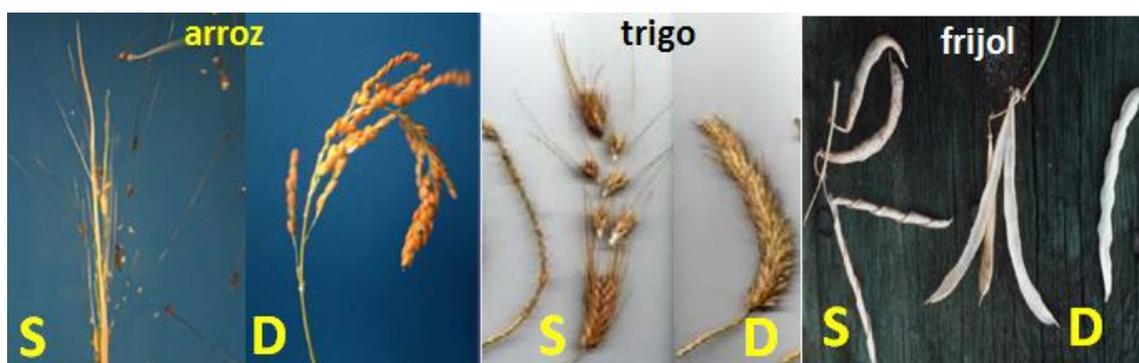


Figura 21. Pérdida de la capacidad de dehiscencia de semillas en las especies cultivadas (D) comparadas con sus ancestros silvestres (S).

(2) Reducción en las ayudas de dispersión de las semillas. Esto está relacionado con el rasgo anterior, pero es seleccionado en una forma diferente. Las plantas a menudo tienen un rango de estructuras que ayudan la dispersión de las semillas, incluyendo pelos, púas, aristas y aun la forma general de la espiguilla en las gramíneas entre otras. Así por ejemplo, las espiguillas del trigo domesticado son menos pilosas, tienen aristas más pequeñas o no lo presentan y son gruesos, mientras que en las formas silvestres estas tienen excesiva pilosidad, aristados y de forma aerodinámica. Todas estas tienden a ser en gran medida reducidos en las formas domesticadas. Se puede considerar que esto ocurre por la remoción de la selección natural para la dispersión efectiva, y una vez que se ha eliminado, el gasto metabólico en estas estructuras es reducido. Esta característica podría evolucionar bajo cultivo inicial y podría ser considerado como parte de un proceso de semidomesticación.

(3).- La pérdida de la dormancia (letargo) de las semillas. En su hábitat natural muchas semillas sólo germinarán después de que ciertas condiciones hayan pasado como las condiciones de la longitud del día, temperatura, o después de que la testa este físicamente dañado. Los cultivos tienen tendencia a germinar tan pronto como estén hidratados y enterrados. Este giro es a menudo señalado por los cambios en la semilla, tales como semillas con cascaras o testas más delgadas. También es seleccionado mediante simple cultivo, y sembrando semillas de cultivos

productivos, y no de aquellas semillas que no germinan fácilmente y que no contribuirán a la cosecha. Esto ha producido un carácter particularmente importante para el estudio de las domesticaciones de los *Chenopodium* del Nuevo Mundo. Este aspecto ha sido de menor utilidad para los cultivos del Viejo Mundo. Aunque en principio puede ser aplicado a los frijoles, las testas de las semillas son raramente conservadas en especímenes arqueológicos carbonizados.

La germinación rápida y uniforme es necesaria si un campo de cultivo ha de ser establecido antes de que haya competencia negativa de malezas, así como la maduración al mismo tiempo en el campo. El letargo de las semillas esta frecuentemente asociado con la presencia de inhibidores de la germinación en la testa y/o a la impermeabilidad de la semilla al agua. En *Chenopodium*, la capa exterior de la testa, responsable del color negro de las semillas de las formas silvestres y malezas, está reducido o ausente en las especies domesticadas, cuyas semillas son usualmente de colores pálidos. Las semillas de muchas legumbres silvestres tienen testas gruesas y pueden llegar progresivamente a ser impermeables al agua en estado seco. Estas características son desventajosas en las especies domesticadas, no sólo porque las semillas germinan lentamente sino que también porque pueden requerir un remojo prolongado y extracción de algunas de las capas de la semilla antes de que puedan ser cocidas. Las semillas de las legumbres domesticadas por consiguiente generalmente tienen testas más delgadas que sus progenitores silvestres.

(4).- Incremento en el tamaño de frutos/semillas. Durante la domesticación y la evolución de los cultivos frutícolas, la selección dio como resultado el incremento en el tamaño del fruto y una diversidad en colores y morfología (formas). Ejemplos de esta diversidad pueden verse en el tomate. El fruto del tomate puede ser redondo, cuadrado, elongado, forma de pera o corazón y puede encontrarse una diversidad de colores extendiéndose desde verde hasta amarillo a rosado, anaranjado y rojo. Por el contrario, las especies silvestres del tomate tienen frutos pequeños, redondos, rojos o verdes. El control genético del tamaño y forma del fruto han sido comparados en varias especies de solanáceas. Grandillo et al., (1999) identificaron un conjunto de locus para el peso y forma del fruto que son compartidos por el tomate cultivado y varios de sus parientes silvestres. Un análisis del peso y forma del fruto se realizó también en pimiento. La comparación de estos resultados con los del tomate sugiere que dos locus del peso del fruto y tres locus de la forma del fruto en pimiento pueden tener contrapartes ortólogas en tomate.

Una comparación similar usando la berenjena soslayó este problema usando sólo marcadores que fueron previamente mapeados y conocidos de ser solo copias en el tomate. Todos los tres QTLs del peso del fruto identificados en berenjena tuvieron ortólogos putativos en tomate. Entre estos tres locus conservados, uno (fw2.1) también parece tener una contraparte en pimiento. Este QTL es de interés particular porque concuerda con el gen del fw2.2 del tomate. El gen fw2.2 es el QTL del peso del fruto más importante identificado hasta la fecha en el tomate. Este locus ha sido clonado y está considerado ser un regulador negativo de la división celular. Así, el gen es expresado en niveles más altos en líneas de frutos pequeños que en aquellos de frutos grandes. El hecho que este locus parece estar conservado en todos los tres frutos mayores domesticados de las solanáceas provee una fuerte evidencia que el gen tiene un papel significativo en la domesticación de cultivos pertenecientes a las solanáceas. Además para el locus del peso del fruto, dos QTLs de la forma del fruto en la berenjena fueron encontrados de tener putativos ortólogos en tomate y un locus de la forma del ovario tiene un candidato contraparte tanto en tomate como en pimiento. Incluido entre estos tres locus con conservación putativa está el locus del tomate ovado, lo cual es uno de los dos genes más importantes de la forma del fruto del tomate.

Esta característica esta propenso a ser seleccionado a través de ambientes abiertos en las cuales las plántulas de mayor tamaño tienen ventajas, sobreviviendo entierros más profundos en los suelos disturbados, y por lo tanto, este rasgo debería ser seleccionado generalmente en sistemas de cultivo y labranza. Las semillas grandes están fuertemente correlacionadas con plántulas más grandes en muchos especies incluyendo cultivos de cereales y de legumbres. La ecología comparada indica que las semillas grandes generalmente tienen ventajas competitivas sobre las semillas más pequeñas bajo ciertas clases de competencia incluyendo entierros más profundos. Aunque puede haber algunas excepciones, como las demostradas en cereales relacionados (*Panicum*, *Lolium*, *Avena* y *Aegilops* entre las gramíneas), y en hábitats mediterráneos. En cultivos experimentales de arroz se encontró algunos incrementos en el promedio del peso del grano en tan solo cinco generaciones, sugiriendo que efectivamente puede evolucionar rápidamente. Por tanto, este rasgo es el indicador arqueológico clave de la semidomesticación en cereales.

Este síndrome de domesticación está especialmente indicado a las partes cosechables de la planta por el hombre, pero hay a menudo efectos correlacionados con las otras partes de la planta, produciendo un efecto global parecido a los que se observa en algunos poliploides. Sin embargo, en los cultigenes diploides, esto

ocurre sin ningún incremento en el número cromosómico o del contenido de ADN. Por ejemplo, los ajíes son todos diploides, pero los ajíes domesticados no sólo tienen frutos más grandes que los ajíes silvestres sino que también tienen hojas más grandes, flores y semillas más grandes. Un incremento sobre todo en el tamaño de muchos órganos diferentes podría resultar de un incremento en el número de células, tamaño de la célula o ambos. En el tomate, los pericarpos y las placentas de los frutos con pequeñas líneas casi isogénicas vs. frutos grandes contienen células de tamaño similar pero hay más células en los frutos grandes. Hay también más carpelos, y esto es a menudo asociado con un incremento en el número de otras partes florales. El número de partes florales en el tomate está determinado por el tamaño del meristemo floral, lo cual a la vez depende del número de células en la capa L3 del meristemo apical del brote (Grandillo et al., 1999), demostrando que el incremento en el número de la célula en frutos grandes de los tomates domesticados no está confinado al fruto.

En cultivos propagados sexualmente, la domesticación fue a menudo acompañada por incrementos dramáticos en el tamaño/peso de la semilla y las disminuciones en la dispersión de la semilla. El incremento en el tamaño de la semilla es muy aparente en las leguminosas. En un trabajo inicial, Fatokun et al., (1992) identificaron un QTL del peso de la semilla que mapeado en lugares similares es aparentemente conservado en *Vigna unguiculata* "frijol castilla" y *V. radiata* "lactao". Los locus ortólogos fueron los QTLs que tienen los efectos más grandes sobre el peso de la semilla en ambas especies. En una comparación entre *Phaseolus vulgaris*, *V. unguiculata* y *V. radiata* se encontró que un QTL para el peso de la semilla asociado con el gen *Phs*, el locus que codifica la proteína más abundante (faseolina) en la mayoría de las semillas de almacenamiento del frijol común, tiene un ortólogo putativo en *V. radiata*. Un aspecto interesante es que, un candidato similar para la ortología no fue identificado en *V. unguiculata*. Pero si se identificó un locus diferente para el peso de la semilla en soya con una contraparte potencial en *V. unguiculata*.

Tales ejemplos de función conservadora no están limitados solo a las leguminosas. En los cereales, tres locus del tamaño de la semilla tienen putativamente contrapartes de ortólogos en el arroz, maíz y sorgo. Otro QTL para el peso de la semilla tiene correspondencia con dos de las tres especies. Este nivel de conservación para un rasgo cuantitativamente ancestral es notable y sustenta la hipótesis que relativamente pocos locus fueron implicadas en el proceso de domesticación.



Figura 22. A) Semillas de cultivos domesticados (interior del círculo) generalmente más largos, más claros en color, y más uniformes que sus parientes silvestres. **B, C y D.** Tamaño de fruto de sus antecesores silvestres (izquierda) y de las especies domesticadas (derecha).

(5) Hábito de crecimiento más compacto. Por ejemplo, la reducción en la ramificación, espigas densas o capítulos o en cabezuelas de semillas (el “efecto girasol”), de hábito trepador a planta de hábito erecto son rasgos que nuestros antepasados han seleccionado. Los métodos de cosecha, como aquellos tipos que se seleccionan para la no dehiscencia también favorecerán a las plantas con una sola parte y compacta para ser cosechado.

De importancia particular para los arqueos botánicos son aquellos cambios que pueden ser identificados en material arqueológico. A esto es probable incluir la dehiscencia, reducción en las ayudas de dispersión, tendencia al incremento del tamaño de frutos/semillas y la dormancia, aunque los aspectos de la dormancia están sólo conservados en ciertas clases de semillas, y la reducción en la ayuda de la dispersión pueden ser difíciles de reconocer porque los pelos se destruyen a menudo por la carbonización. Por esta razón, especialmente para la mayoría de los cereales, la dehiscencia y el incremento en el tamaño es el criterio tomado por los arqueólogos. El tamaño del grano, se hace complicado debido al amplio rango potencial de variación en poblaciones modernas, y los efectos de carbonización (la cuál causa encogimiento y a veces distorsión). Si esta preservado, los restos conservados del raquis de las mazorcas de los cereales o la base de las espiguillas pueden proveer clara evidencia para el modo de dehiscencia. En tipos silvestres debería haber una cicatriz lisa, indicando abscisión normal, mientras que en plantas domesticadas (pero también en muy inmaduros) la cicatriz será áspera debido a que la mazorca ha sido quebrada mecánicamente por el trillado.

La comparación entre la dehiscencia y tamaño del grano es significativa. El raquis duro de las mazorcas ocurre como una mutación genética rara y letal en la mayoría de las poblaciones naturales de gramíneas, las cuales han sido demostradas en la cebada silvestre. Si los cereales silvestres fueran cosechados simplemente pasando la mano de un lado a otro y agitando las espigas para recogerlo en una cesta, entonces la dehiscencia de las espigas tipo silvestre podrían ser las únicas que

predominen en las próximas generaciones del cultivo. Etnográficamente éste es el método más común documentado para las gramíneas silvestres y la recolección de las semillas. Además, los experimentos de cosecha en trigo y mijo silvestres indican que éste es significativamente más eficiente en términos de retorno por unidad de tiempo laboral. Por otro lado, si las personas cosecharan con una hoz o cortaran la espiga entera, o arrancaran espigas individuales, o saquen las plantas desde las raíces, estas tenderían a dispersar las semillas dehiscentes y retener a todas las semillas mutantes no dehiscentes. Por consiguiente, éstos podrían ser sembrados nuevamente en los años subsiguientes y con el paso del tiempo llegarían a dominar la población a diferencia de las silvestres de tipos dehiscentes. Bajo circunstancias ideales de nuevos suelos sembrados, sin un banco de semillas de tipos silvestres, y segando con hoz las plantas maduras o casi maduras, y una autopolinización o que se encuentren a una suficiente distancia de las especies silvestres, el genotipo para el raquis duro podría evolucionar muy rápidamente, con estimaciones de 20 a 100 años. Sin embargo, las evidencias arqueobotánicas parecen indicar un proceso mucho más lento.

Comparado con sus parientes silvestres, las plantas cultivadas tienden a ser más cortas y tienen un hábito de crecimiento más compacto. Por ejemplo, los frijoles silvestres son enredaderas, mientras la mayoría de las formas cultivadas modificadas son tipo arbusto con pocas ramas, un número menor de nudos y entrenudos más cortos. La importancia de las alteraciones en la altura de la planta para mejorar la adaptación del cultivo es ejemplificado por la Revolución Verde de los años sesenta y setenta. Durante este periodo, el cultivo y la aceptación mundial de trigo enano y semi-enano y las líneas de arroz con inundaciones reducidas fue asociado con incrementos dramáticos en la productividad de granos sin precedentes. Desde entonces numerosos análisis genéticos comparativos de la altura de la planta en los cereales ha revelado que tanto el ácido giberélico (AG) sensible e insensible a los genes enanos son funcionalmente conservados.

Estudios de la altura de la planta en otros cultivos están en una etapa menos avanzada; sin embargo, hay evidencia que los QTL de la altura de la planta están también conservadas entre otras especies. Una comparación de QTL relacionado a la altura en los genomas de la berenjena y del tomate sugiere que los dos cultivos comparten un locus común en el cromosoma 2. Trabajos similares muestran que un QTL responsable de la altura del pimiento sobre el cromosoma 3 tiene un ortólogo en el genoma del tomate. En *Brassica oleracea*, se han identificado cinco QTL para la

longitud del tallo (equivalente a la altura de la planta) que tienen nueve contrapartes potenciales en *Arabidopsis*.

Desde la domesticación del tomate uno de los avances más significativos para el cultivo de esta especie fue el descubrimiento del mutante *self-pruning* (SP). Las plantas mutantes tienen un hábito de crecimiento determinado, compacto, las cuales aseguran un conjunto de frutos sincrónicos y permite la cosecha mecánica. El gen SP fue aislado usando una combinación de clonación basada en mapeo y las técnicas del gen candidato. El análisis reveló que el gen es el ortólogo funcional de los genes *CENTRORADIALIS* (CEN) y *FLOWER TERMINAL 1* (TFL1) de *Antirrhinum* (doguito) y de *Arabidopsis*, respectivamente. Cuando se comparó a estas otras dos especies, el tomate se considera que tiene un hábito de crecimiento más primitivo en las cuales alternan las etapas vegetativas y reproductivas. En *Arabidopsis*, sin embargo, hay períodos vegetativos y reproductivos bien definidos sin alternancia. Debido a que los genes CEN y TFL1 son conocidos de estar involucrados en la transición desde el meristemo caulinar (brote) vegetativo hasta el crecimiento reproductivo, está claro que la misma familia génica que determina el destino del meristemo floral en *Arabidopsis* y *Antirrhinum* también controlan el meristemo determinado en el tomate.

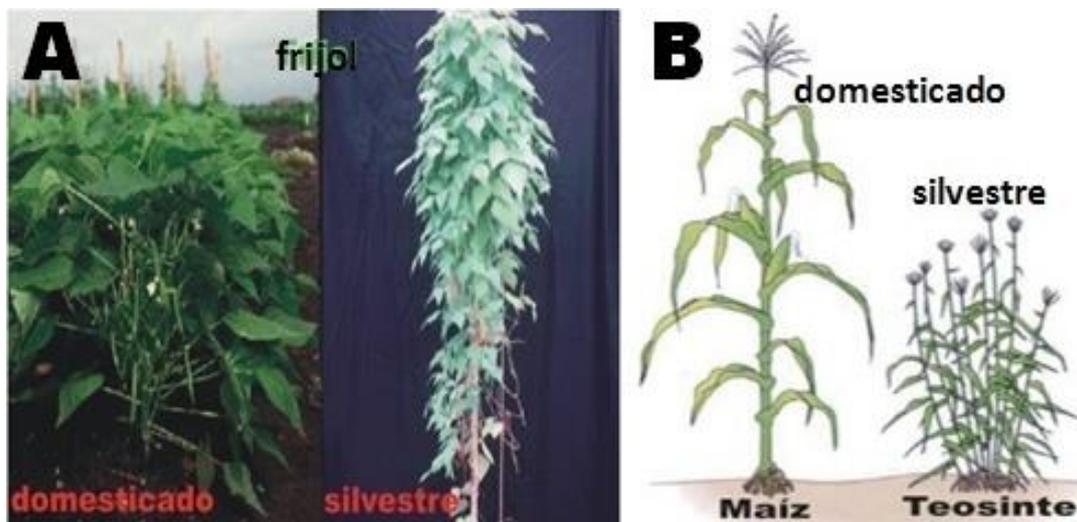


Figura 23. A. Hábito de crecimiento del frijol, B. Hábito de crecimiento del maíz y el teosinte.

(6).- **Incremento en la variabilidad morfológica.** Este rasgo también está especialmente indicado a la parte de la planta usada por el hombre. Los ajíes domesticados y los tomates varían en la forma y color de fruto, así como también en tamaño; las papas domesticadas varían en la forma del tubérculo y color tanto en la cáscara como en la pulpa; los frijoles domesticados tienen testas de colores y

patrones diversos. Tal variación puede actuar como un indicador para la variación en caracteres menos visibles afectando la forma en la cual el cultivo es usado. En la Amazonia, los frutos de los ajíes de un color y forma particular se dice son lo mejor para sazonar tortugas, mientras que otros, de diferente color y forma, son conocidos como ajíes perfumados debido a que tienen un buen aroma así como también un sabor picante.

Boster (1985) llamó esta selección como la cualidad distintiva perceptual, y cito a la yuca como ejemplo. La yuca es propagada por porciones del tallo. Los rasgos vegetativos son por consiguiente las únicas características por las cuales los cultivadores pueden identificar diferentes variantes de yuca en la plantación o antes de la cosecha. Los diferentes tipos de yuca cultivados por los jíbaros Aguarunas de la Amazonia alta ostentan un gran rango de variación morfológica en los tallos y hojas no comestibles y, Boster atribuyó esta habilidad de los nativos como la selección por la cualidad distintiva perceptual.

(7).- Cambios en el hábito de la planta. El tipo de germinación usualmente no varía dentro de las especies, pero Pujol et al. (2005) encontró que la yuca (*Manihot esculenta* ssp *esculenta*) tiene germinación epigea, mientras que su inmediato progenitor silvestre (*M. esculenta* ssp *flabellifolia*) conjuntamente con otras especies silvestres estrechamente relacionadas tienen germinación hipogea. Todos estos taxa silvestres se encuentran en la vegetación de la sabana sujetos a fuegos periódicos. Las semillas hipogeas pueden regenerarse a partir de las yemas de las axilas de los cotiledones y catáfilas, debido a que estos sobreviven bajo tierra cuando las partes aéreas se han quemado por acción del fuego. Por el contrario, las plántulas con germinación epigea de las especies domesticadas tienen cotiledones fotosintéticos aéreos que promueven rápidamente el crecimiento inicial, lo cual es una adaptación a condiciones de una agricultura de tala y quema. El polimorfismo inusual para la germinación dentro de *M. esculenta* puede así haberse originado a través de una selección disruptiva directa en la agricultura vs. ambientes naturales.

Así también, la selección para incrementar el índice de cosecha (la proporción de la parte cosechada con el total de la biomasa producida) puede resultar en una reducción o supresión de las ramificaciones laterales. Los girasoles modernos con un simple capítulo son un ejemplo extremo, pero los granos de los chenopodios de modo similar tienen una inflorescencia terminal más larga y más compacta y con menos inflorescencias laterales que sus parientes silvestres. En los cereales, incluyendo al maíz, algunas de las cañas basales del tallo son a menudo

suprimidos, reduciendo el número de inflorescencias por planta y produciendo una maduración más sincronizada del grano en una planta individual y dentro de un cultivo, facilitando de esta manera la cosecha del cultivo en un solo momento.

La mayor sincronización de la madurez está también favorecida por un hábito definido, ya sea de una inflorescencia ramificada, como en las variantes definidas de *Amaranthus caudatus*, o de ramas vegetativas, como en algunos tipos de frijol enano. Todos los tipos de frijol enano tienen menos nudos y entrenudos más cortos que los frijoles trepadores. Los tipos enanos de calabazas similarmente tienen entrenudos más cortos que los tipos rastreros.

(8).- La pérdida de sustancias químicas o protección mecánica. Muchas especies domesticadas completamente o parcialmente han perdido los metabolitos secundarios que protegen a sus parientes silvestres contra los herbívoros. Los tubérculos de las papas silvestres contienen glicoalcaloides amargos a niveles que pueden ser tóxicos para el hombre; las papas domesticadas no lo tienen. La yuca agria contiene un glucósido cianógeno a todo lo largo de la raíz tuberosa que tiende a ser removida por métodos diversos del procesado de post-cosecha; mientras que en la yuca dulce los niveles tóxicos de glucósidos están confinados a las capas exteriores de la raíz, tanto así que estos son removidos simplemente pelándose. Los frutos de las especies silvestres de *Cucurbita* contienen cucurbitacinas amargos; los frutos de las especies domesticadas usados como verduras o como contenedores para líquidos no los tienen. Sin embargo, el tabaco domesticado (*Nicotiana tabacum*) contiene nicotina, apreciada por el hombre por sus propiedades narcóticas y como insecticida, tanto en hojas verdes y secas, pero en las especies silvestres la nicotina es dimetilada a nornicotina, cuyo rol en la protección química no está reportado.

Otras especies, protegidos mecánicamente por espinas, han llegado a ser no espinescentes a través de la selección humana como en el caso de *Solanum melongena*. Salick (1992) ha demostrado que hay una fuerte selección por los agricultores contra las espinas en la cocona cultivada (*Solanum sessiliflorum*) y una fuerte selección para las espinas en plantas silvestres. Algunos tipos domesticados de la palma datilera (*Bactris gasipaes*) de modo semejante han perdido las espinas en sus troncos o tallos.



Figura 24. Pérdida de protección mecánica en berenjena

(9).- Fotoperiodo. Diamond (2002) señaló que en las Américas la dispersión de la agricultura fue mayormente a través de las latitudes. Los cultivos consecuentemente necesitaron adaptarse a diferentes longitudes de día, en la cual las especies domesticadas podrían haberse dispersado más lentamente en las Américas que en Europa o Asia. Sin embargo, cuando las presiones de selección son fuertes, los cambios en la reacción a la longitud del día pueden evolucionar relativamente rápido. Por ejemplo, las primeras papas que llegaron a Europa producían tubérculos únicamente en días cortos, pero 200 años más tarde los clones adaptados a días largos han desarrollado dichos tubérculos.

Durante la domesticación, la variación en el tiempo de floración ha estado condicionada a selección deliberada e indirecta. La selección directa probablemente resultó del deseo de que una planta produzca un cultivo mucho más rápido en la estación. La selección para el rendimiento podría haber resultado indirectamente en la adaptación de tipos de floración más rápidos como la optimización del tiempo de floración, que maximice el rendimiento potencial de un cultivo proveyendo las mejores condiciones ambientales para el crecimiento reproductivo. En los cereales, el tiempo de floración se considera que está controlado por tres tipos diferentes de genes: genes del fotoperiodo que responden a la duración del día, genes de vernalización que responden a las temperaturas y genes de precocidad que son independientes de las condiciones de luz y de temperatura.

Como se sabe el trigo fue domesticado en la región comprendida del sudeste de Turquía, Irak, Irán y Líbano, donde los veranos son calientes y secos. Bajo tales condiciones, el trigo es insensible al fotoperiodo, florece más rápido y produce semillas más largas que otros tipos. Paterson et al. (1995) reportaron que un QTL del

fotoperiodo lleva más del 80 % de la variación del tiempo de floración en el sorgo, que tiene putativos ortólogos/parálogos en el trigo, el arroz, la cebada y la caña de azúcar. Estos resultados de las investigaciones fueron confirmadas por resultados que indican que el Ppd-H1, un gen mayor responsable del fotoperiodo en cebada, se encuentra en una posición similar como los genes Ppd en el cromosoma 2 del trigo y también está correlacionado con el QTL del arroz, Hd-2. Se ha encontrado que los genes de la cebada y del trigo gobiernan respuestas diferentes a la duración del día, las cuales pueden indicar que los genes no están en verdad bien definidos y derivados por descendencia de un ancestro común. Sin embargo, una explicación alternativa es que esta diferencia es simplemente una reflexión de la variación alélica en la expresión del gen que ha dado origen a diferentes fenotipos.

La reciente clonación basada en mapas de un importante QTL para la respuesta al fotoperiodo en arroz, Hd1, ha mostrado que la ortología para el rasgo no es limitada a los cereales. Al gen Hd1 le corresponde al mutante Sel del arroz, un homólogo del gen CONSTANS (CO) de *Arabidopsis*. Los ortólogos putativos para CO también han sido identificados en cebada y en *B. oleracea* (el brócoli y la coliflor) y *B. nigra* (la mostaza), dos especies que están estrechamente relacionados con *Arabidopsis*. Debido a que el arroz es una planta de día corto y *Arabidopsis* es de día largo, estos resultados indican que los mismos genes están involucrados en ambos tipos de respuesta al fotoperiodo. Investigaciones posteriores serán necesarias para elucidar las bases moleculares exactas para las respuestas a las diferentes longitudes del día.

Asimismo, la vernalización es la promoción de la floración después de la exposición a temperaturas frías. Este rasgo es importante para la domesticación y la evolución de los cultivos porque permite la adaptación a diferentes tiempos de siembra para obtener el mejor rendimiento. Así, los tipos de cereales de invierno requieren un período de vernalización, y son sembrados en el otoño y cosechados en el verano. Mientras que, los tipos de primavera que no requieren exposición a bajas temperaturas, son sembradas en la primavera y cosechadas en el otoño. En el trigo, la diferencia entre los tipos de invierno y de primavera está controlada por los genes Vrn. En particular, el Vrn-A1 en el cromosoma 5A parece ser el locus más importante para determinar los requerimientos de vernalización de las variedades europeas de trigo. Este gen tiene ortólogos putativos tanto en centeno (Sp1) y cebada (Sh2), mostrando que los genes que controlan la respuesta a la vernalización, como

aquellos para la respuesta al fotoperiodo, han sido conservados durante la domesticación del cultivo y la evolución.

(10). Precocidad. Los genes que controlan la precocidad no han sido intensamente estudiados como los locus del fotoperiodo y la vernalización. A pesar de esto existen reportes preliminares que sugieren que los genes de la precocidad podrían mapearse en regiones comunes en los genomas de la cebada y el trigo, en los genomas de la berenjena y el tomate, y en los genomas de *B. oleracea* y *Arabidopsis*. Once QTLs de precocidad (días para los primeros botones florales) que podrían corresponder a solo siete genes ancestrales fueron identificados en tres poblaciones diferentes de *B. oleracea*. Estos locus fueron mapeados para las regiones que contienen 13 mutantes diferentes de floración en *Arabidopsis*. Algunos de estos mutantes corresponden a respuestas conocidas de los genes al fotoperiodo y la vernalización, mientras otros sólo han sido caracterizados como genes de la precocidad. Las comparaciones más detalladas de los locus mapeados para los lugares comunes del genoma pretenden determinar si estos ejemplos representan casos de ortología verdadera.

(11). Color de los órganos. Otra característica de apariencia que parece haber sido conservada durante la domesticación y evolución de los cultivos es el color del órgano. Thorup et al. (2000) mapeo los genes estructurales de la vía biosintética del carotenoide en pimiento y compararon sus localizaciones con las posiciones de los QTLs y las mutaciones cualitativas en tomate y papa. Este análisis indicó que seis de los locus de la enzima del pimiento tienen ortólogos putativos en el tomate. Las posiciones del mapa de estos seis genes concuerdan con los lugares de tres QTLs del color del fruto y tres locus mutantes del carotenoide del tomate. Dos de los genes de la vía tienen aparentemente ortólogos para las mutaciones del tomate que dan como resultado color anaranjado del fruto. Así, los genes para las enzimas licopeno e-ciclasa (CrtLe) y capsantina capsorubina sintetasa (CcsB) son candidatos para los mutantes Del y B del tomate. El tercer locus del mutante, lutescent 2 (l2), es caracterizado por la formación retardada de pigmento rojo y niveles reducidos de β -caroteno y xantofilas y parecen concordar con el gen del licopeno β -ciclasa (CrtLb). Igualmente, un gen adicional de la biosíntesis del carotenoide, β -caroteno hidroxilasa (crtZ), parece tener un ortólogo en la papa con un mapa para una región común con el mutante yellowflesh (Y) que tiene tubérculos amarillos o anaranjados. Así, la variación cuantitativa y cualitativa en el color del fruto en pimiento, tomate y color del tubérculo de la papa pueden ser atribuidos a genes que han sido

funcionalmente conservados desde la divergencia de estas especies de sus ancestros comunes más recientes.

Asimismo, la conservación similar de locus para rasgos del color fue observada en una comparación entre berenjena y otras Solanáceas. El QTL de la antocianina más significativa en berenjena dio casi el 75 % de la variación en el color del fruto y mucho de la variación en la hoja, tallo, espinas y niveles de antocianina en la corola de la flor. Este QTL mapeado para una posición en LG 10 de la berenjena es homóloga para las regiones de los cromosomas 5 y 10 en tomate y papa. Estas regiones del tomate y papa albergan cinco mutaciones diferentes de color. Tres de estos locus se encuentran en la papa y en el control de la flor (F) y el color de la cascara del tubérculo (I_{ep} y I_{co}). Los dos genes del tomate, *antocianina free* (*af*) y *antocianina gainer* (*ag*), se caracterizan por la ausencia completa y distribución retardada/alterada de la antocianina en la planta, respectivamente. Aunque una mayor similitud fenotípica sugiere que el gen *ag* es el ortólogo más similar al QTL de la berenjena.

Otro rasgo del color que parece estar conservado en las Solanáceas es la repartición de los colores secundarios rayados del fruto. El locus más importante de las franjas del fruto en la berenjena está en el cromosoma LG 4 y tiene dos ortólogos putativos en tomate: Los mutantes **Fs** (frutos rayados) y **u** (maduración uniforme). Al igual que con los locus de la antocianina, el análisis adicional es requerido para verificar esta ortología putativa. A pesar de esta salvedad, los resultados del análisis genético comparativo de los rasgos del color en las Solanáceas sugieren que la diversidad de la expresión fenotípica de estos rasgos en la berenjena, el tomate, la papa y el pimiento puede ser explicado por mutaciones diferentes en un conjunto imbricado de genes conservados.



Figura 25. Diversidad de colores en frutos de tomate.

(12). Morfología y tamaño de la inflorescencia.

En muchos cultivos, la domesticación fue acompañada por modificaciones del tamaño de la inflorescencia y su morfología. *Brassica* presenta un ejemplo

sobresaliente del impacto de la selección en la diversidad morfológica. Tanto la “coliflor” (*B. oleracea* subsp. *italica*) y “brócoli” (*B. oleracea* subsp. *botrytis*) han incrementado dramáticamente sus inflorescencias comparadas con sus parientes silvestres. Sin embargo, estas subespecies y muchas de las variedades dentro de ellas tienen distintos fenotipos de inflorescencia. Así, la inflorescencia de la “coliflor” tiene un fenotipo grumoso mientras que el “brócoli” tiene un fenotipo tipo cabezuela. El control genético de la inflorescencia grumosa en la coliflor fue analizado y se encontró que cinco QTL están involucrados para la amplitud de los racimos más grandes dentro de la inflorescencia, 12 QTL para el ancho de la inflorescencia entera y 11 QTL para el número de las primeras hieleras ramificadas en la inflorescencia. La posición de uno de estos QTL para el tamaño de la inflorescencia parece coincidir con el locus de los mutantes CAULIFLOR y APETALA1 de *Arabidopsis*. Las plantas con mutaciones en ambos de estos genes tienen una inflorescencia tipo grumoso. El putativo ortólogo entre estos genes y un QTL de *Brassica* indica que, aunque el control genético de la inflorescencia en *B. oleracea* puede ser mucho más complicado que en *Arabidopsis*, es aún posible identificar los genes con función conservada en las dos especies.

La domesticación en los cereales también implicó cambios en el tamaño de la inflorescencia y la morfología. Por ejemplo, las especies silvestres de mijo tienen espigas pequeñas y estrechas, mientras que las plantas cultivadas tienen espigas mucho más largas, más anchas y con una disposición más densa de espiguillas. La comparación de las ubicaciones QTL de la espiga y morfología de la espiguilla del mijo con los locus para los rasgos relacionados en otras gramíneas sugieren que varios QTL para el peso de la espiga, longitud, ancho y densidad de la espiguilla sobre el LG 6 y LG 7 del mijo concuerdan con los locus del arroz para la longitud de la panoja, densidad de la espiguilla y el número de espiguillas por panoja y un QTL del maíz para la morfología de la mazorca.

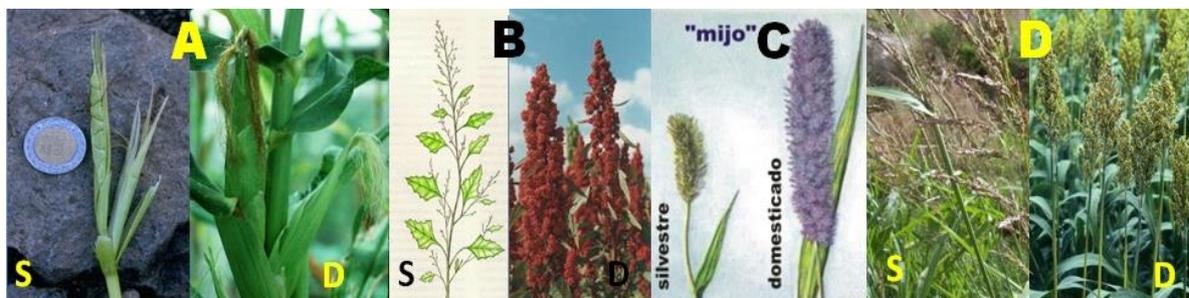


Figura 26. Modificación de inflorescencias (S) silvestre, (D) domesticado. **A.** Inflorescencia de maíz, **B.** Inflorescencia de quinua, **C.** Inflorescencia de mijo, **D.** Inflorescencia de sorgo.

En las décadas pasadas, los investigadores han comenzado a identificar los genes específicos que controlan algunos de los cambios morfológicos más importantes asociados con la domesticación. Debido a que los rasgos implicados son en su mayor parte cuantitativos en la naturaleza, la ruta para identificar estos genes empezaron con el mapeo de los QTL en poblaciones híbridas en los progenitores de los cultivos. Aunque la lista de genes documentados de la domesticación son aún cortas, algunas generalidades comienzan a aparecer. Pero, además de los genes que controlan los rasgos clásicos de la domesticación que hemos detallado anteriormente, muchos genes controlan las diferencias entre variedades de un solo cultivo o una característica agronómica importante que han sido identificadas claramente y que se muestran en la Tabla 9. Algunos de estos genes han sido descubiertos como QTL mientras que otros se segregan como locus mendelianos.

Tabla 9. Genes de interés en la domesticación y mejoramiento de los cultivos.

Genes	Cultivo	Función Molecular y Fenotípica	Control Fenotipo	Evidencia Selección	Cambios causados
Genes identificados que controlan las características de la domesticación					
tb1	Maíz	Regulador transcripcional; estructura de la planta e inflorescencia	Si	Si	Cambio regulativo
tag1	Maíz	Regulador transcripcional; cáscara de la semilla	Si	Si	Cambio aminoácido
qSH1	Arroz	Regulador transcripcional; formación de la capa de abscisión; dehiscencia	Si	N.T.	Cambio regulativo
Rc	Arroz	Regulador transcripcional; color de la semilla	Si	N.T.	Secuencia de codón disruptivo
sh4	Arroz	Regulador transcripcional; formación de la capa de abscisión	Si	N.T.	Regulación/cambio aminoácido
fw2.2	Tomate	Señal celular; peso del fruto	Si	N.T.	Cambio regulativo
Q	Trigo	Regulador transcripcional; estructura de la inflorescencia	Si	N.T.	Regulación/cambio aminoácido
Genes identificados como controladoras de diferencias varietales					
c1	Maíz	Regulador transcripcional; color del grano	Si	Si	Cambio regulativo
r1	Maíz	Regulador transcripcional; color del grano	Si	N.T.	Cambio regulativo
sh2	Maíz	Pirofosforilasa; maíz suave superdulce	Si	N.T.	Inserción transposon
su1	Maíz	Isoamilasa, gen del maíz dulce	Si	Si	Cambio aminoácido
y1	Maíz	Fitoene sintetasa; contenido de carotenoide	Si	Si	Cambio regulativo
brix9-2-5	Tomate	Invertasa; contenido de sólidos solubles en el fruto	Si	N.T.	Cambio aminoácido
Ovate	Tomate	Desconocido; forma del fruto	Si	N.T.	Codón inicial de término
rin	Tomate	Regulador transcripcional; maduración del fruto	Si	N.T.	Cambio regulativo
sp	Tomate	Señal celular; determina el crecimiento de la planta	Si	N.T.	Cambio aminoácido
R	Arveja	Enzima que ramifica el almidón; contenido de azúcar en la semilla	Si	N.T.	Inserción transposon
ehd1	Arroz	Tiempo de floración	Si	N.T.	Cambio aminoácido
gn1	Arroz	Citoquinina oxidasa/deshidrogenasa	Si	N.T.	Regulador/ Codón inicial de término

hd1	Arroz	Regulador transcripcional (anillo de Zn); tiempo de floración	Si	N.T.	Secuencia de codón disruptivo
hd6	Arroz	Proteína quinasa; tiempo de floración	Si	N.T.	Codón inicial de termino
sd1	Arroz	GA20 oxidasa; altura de la planta	Si	Si	Secuencia de codón disruptivo
waxy	Arroz	Almidón sintetasa; granos pegajosos	Si	Si	
rht	Trigo	Regulador transcripcional; altura de la planta	Si	N.T.	Codón inicial de termino
vrn1	Trigo	Regulador transcripcional; vernalización	Si	N.T.	Cambio regulativo
vrn2	Trigo	Regulador transcripcional; vernalización	Si	N.T.	Cambio aminoácido
Genes identificados por selección de búsquedas específicas en genes candidatos individuales					
boCal	Coliflor	Regulador transcripcional; estructura de la inflorescencia		Si	¿Codón inicial de termino?
bal	Maíz	Regulador transcripcional; estructura de la planta e inflorescencia		Si	--
ral	Maíz	Regulador transcripcional; estructura de la inflorescencia		Si	--
su,bf2,ael	Maíz	Enzima de la biosíntesis del almidón		Si	--
zag11	Maíz	Regulador transcripcional		Si	--
17 genes	Maíz	Funciones variadas, que incluyen la respuesta a la auxina, factor de crecimiento, quinasa, factor de transcripción, biosíntesis de aminoácidos y un gen circadiano		Si	--
~30 genes	Maíz	Funciones variadas, incluyendo respuesta a la auxina, proteína de la elongación celular, factor de crecimiento, hexoquinasas, quinasa, biosíntesis de esteroides, factor de transcripción, biosíntesis de aminoácidos y un gen del ritmo circadiano		Si	--

CAPÍTULO V

CUELLOS DE BOTELLA GENÉTICOS

Historia, Adaptación, y Genética Poblacional. Trabajos extensos son requeridos para aislar los genes candidatos de un rasgo particular, pero una asociación fenotipo-genotipo no es garantía de que el rasgo o el gen candidato hayan sido históricamente importantes, o sea una adaptación. Esto intenta concluir que las diferencias fenotípicas observables sean adaptables, en particular en organismos domesticados donde la selección es fuerte y la dirección de la selección puede ser asumida. Sin embargo, muchas de las diferencias entre domesticados y sus progenitores no pueden ser adaptables, al menos desde una perspectiva humana; por ejemplo, QTL que disminuyen el contenido de proteína en el trigo y el tamaño de las semillas en el girasol tiene poca probabilidad de haber sido directamente seleccionadas durante la domesticación. Un número de procesos alternativos pueden explicar las asociaciones fenotipo-genotipo observadas, incluyendo la deriva genética, la selección en un rasgo correlacionado, la pleiotropía, o aun la selección natural surtiendo efectos en contra a la selección antroprogénica.

Para comprender el proceso de adaptación durante la domesticación, uno primero debe considerar la historia genética asociada con la domesticación. La domesticación de todas las plantas condujeron a una reducción en la diversidad genética, y así todos los genes en cualquier planta domesticada necesariamente tienen una historia que incluye un reciente evento demográfico, el cuello de botella asociado con la domesticación (Figura 27). La subdivisión poblacional en el ancestro silvestre, continuando con la introgresión entre el cultivo y los parientes silvestres, y los eventos de domesticación múltiples también tiene impactos demográficos. Los genes importantes para la domesticación fueron también supeditados a selección direccional consciente o selección inconsciente, experimentando una reducción en la variación más allá del que se asocia con cualquier evento demográfico. El nivel de diversidad restante en un locus dado de una especie domesticada por tanto se espera que tienda a ser inversamente proporcional a la importancia del locus adaptativo durante la domesticación. Así, los genes principales que contribuyen a las características agronómicamente más importantes puede no tener enteramente la variación.

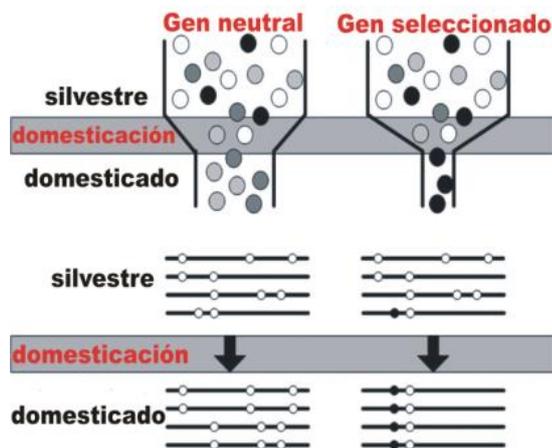


Figura 27. Representación esquemática del cuello de botella de una población y sus efectos sobre un gen neutral y un gen seleccionado. En la parte superior, los círculos sombreados representan la diversidad genética. El cuello de botella reduce la diversidad en genes neutrales, pero la selección disminuye la diversidad más allá del causado solo por el cuello de botella. En la parte inferior se ilustra la secuencia de los haplotipos de estos dos genes hipotéticos. El gen neutral pierde varios haplotipos a través del cuello de botella de la domesticación, pero el gen seleccionado se queda con un solo haplotipo conteniendo el sitio seleccionado.

Con un gen candidato en mano, los métodos genéticos poblacionales moleculares pueden usarse para probar hipótesis adaptativas. Conceptualmente, la técnica es simple: Bajo el escenario de selección descrita en la figura 27, uno esperaría que los genes que contribuyen para rasgos adaptables tendrán baja variación genética respecto a los genes no seleccionados. Además, un gen fuertemente seleccionado puede tener otras características discriminatorias, tales como un exceso de polimorfismos de baja frecuencia o elevados intralocus de ligamiento desequilibrado (LD). Es así imprescindible aquilatar los polimorfismos genéticos en un número de genes referentes seleccionados al azar y compararlos con el gen candidato. Sin embargo, esto es a menudo difícil de hacerlo bien, requiriendo muchas muestras de genes randomizadas y métodos de simulación computacionalmente intensivos para estimar los modelos demográficos.

Mientras las interrogantes acerca de la domesticación han sido estudiadas por mucho tiempo, otros aspectos de la domesticación de los cultivos han sido abordados. Estos aspectos incluyen los efectos evolutivos de la domesticación sobre la genética de poblaciones, la existencia de hibridación y flujo génico entre las poblaciones domesticadas y silvestres, y las bases genéticas de los cambios morfológicos y otros cambios durante la domesticación. Estas nuevas áreas han sido posible solamente por las herramientas moleculares que hoy son aplicadas a la sistemática, genética de poblaciones y mapeos genéticos.

Un importante efecto de la domesticación sobre la genética de poblaciones de las plantas cultivadas es a través del cuello de botella de la domesticación, o efecto fundador de la domesticación. El término “cuello de botella” de la población se refiere al concepto de que, cuando una población sufre una reducción o escapa de su población original en un tamaño pequeño en algún momento de su historia, solo una pequeña proporción de su diversidad genética es retenida, debido a los efectos de muestreo aleatorio y deriva genética. El efecto fundador es un caso especial de este fenómeno, referido a la situación en la cual un pequeño número de individuos colonizan un nuevo hábitat (ejemplo, una Isla) y establecen una población grande, en la que la diversidad de esa población se encuentra reducida debido al pequeño número de fundadores que proveen una cantidad reducida de diversidad a sus descendientes. En el caso de cultivos que han experimentado domesticación, solo un pequeño número de individuos pudieron ser llevados bajo cultivo, conduciendo un “efecto fundador de la domesticación”. Sin embargo si la domesticación ocurre lentamente, sobre un área amplia, o en eventos múltiples, el efecto fundador puede ser menguado. La existencia del cuello de botella genético depende tanto del número de individuos en la población fundadora y de la duración del cuello de botella. Este cuello de botella es estudiada por medio de la evaluación de la cantidad de variación (diferencias entre alelos) en un locus particular.

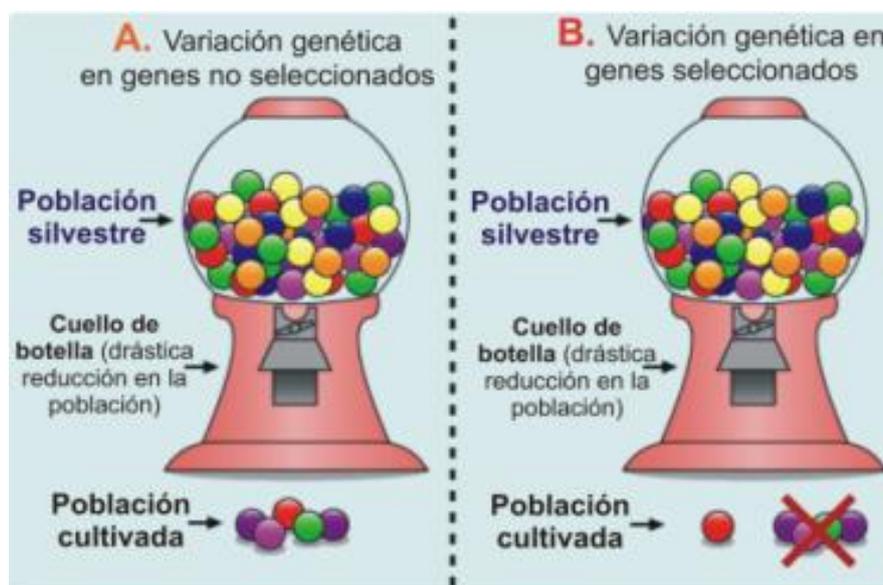


Figura 28. Cuello de botella durante la domesticación y variación genética en genes no seleccionados y genes seleccionados.

Una característica compartida por casi todas las plantas domesticadas, es una reducción en la diversidad genética durante y después de la domesticación. Este cuello de botella genético se ha medido con una variedad de indicadores

bioquímicos o moleculares, incluyendo isoenzimas, proteínas de semillas, RFLP, RAPD, AFLP y más recientemente con la secuenciación de ADN de genes específicos. La magnitud de este cuello de botella depende del tipo de indicadores. Por ejemplo, los análisis de restricción de ADN cloroplásticos (revisados por Doebley 1992) demuestran una disminución marcada en la diversidad genética entre los tipos silvestres y domesticados en cultivos ampliamente diferentes, incluyendo la cebada, el girasol, el guisante, el sorgo, y el maíz (sobre un promedio de 75 %). A nivel de la secuencia de nucleótidos, se ha dado menos estudios integrales. Sólo en el maíz un número grande de genes han sido estudiados. En esas especies, ha habido en promedio una reducción en la diversidad del 30 % comparado con la diversidad en el *teosinte*. Los estudios adicionales, revisado por Buckler et al., (2001) sugieren que otras especies de cereales también están caracterizados por un cuello de botella genético de casi 30 % cuando se considera la diversidad nucleotídica.

La reducción de la diversidad de polimorfismos de ADN en las especies domesticadas comparada con la de sus progenitores silvestres puede tomar dos formas. Hay a menudo una reducción amplia de la diversidad en el genoma, el “cuello de botella” de la domesticación, en la cual un subconjunto de la diversidad genética encontrados en los progenitores silvestres es retenido en las especies domesticadas, a causa de la población relativamente pequeña que estaba inicialmente domesticada. Sin embargo, una reducción aun mayor de diversidad puede ocurrir en regiones específicas del genoma que está estrechamente vinculado con los sitios que han sido objetos de la selección. Cuando un alelo fuertemente seleccionado es rápidamente llevado para fijarse en la población, otros locus estrechamente conectados también pueden ser llevados a fijación, reduciendo la diversidad en un “barrido selectivo” que es conocido como la “firma” o “la huella” de la selección de genes domesticados.

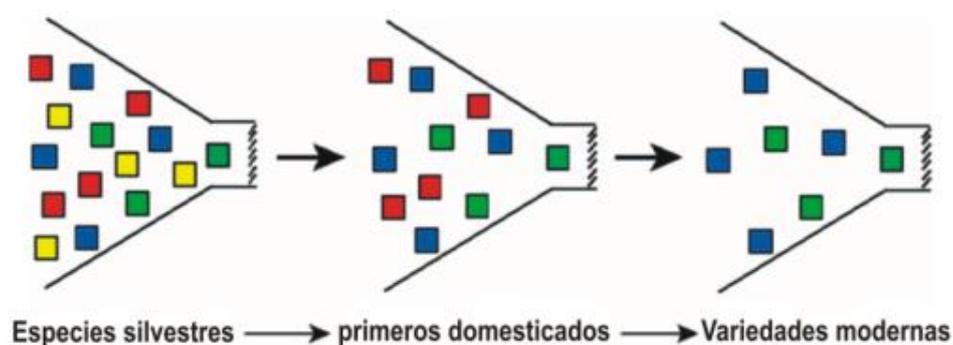


Figura 29. Cuello de botella genético impuesto sobre los cultivos durante la domesticación y a través de las prácticas modernas de cultivo.

Los datos moleculares contrastados con los datos fenotípicos muestran en los últimos un incremento en la diversidad. Darwin (1859) observó que los órganos cosechados de las plantas domesticadas fueron más diversos que las de sus parientes silvestres. Por otro lado, entre los dos tipos de datos los resultados son ajustados, lo que permite postular que las dos características están probablemente sujetos a diferentes factores evolutivos. Los datos de los marcadores moleculares son generalmente neutrales y pueden estar sujetos a la deriva genética, mientras que las características de la domesticación (datos fenotípicos) están sujetos a la selección. Mientras más fuerte es la ventaja selectiva (en el ambiente cultivado), más alta es la probabilidad de supervivencia de la característica de la domesticación.

Sin embargo, la cautela debería ser ejercitada, debido a que los niveles de diversidad variarán sustancialmente entre los genes como una función de la posición a lo largo de los cromosomas. Hay una relación positiva entre la recombinación y la diversidad genética en el trigo y el tomate. Además, el tamaño de la población juega un papel grande en determinar todos los niveles de diversidad genética. Superpuesto sobre estas diferencias atribuibles a la organización cromosómica y los niveles poblacionales están los efectos de selección, particularmente de la selección durante la domesticación. White y Doebley (1999) resumieron estudios en el maíz examinando la diversidad genética en seis locus, cuatro de los cuales fueron considerados neutros (*adh1*, *adh2*, *te1*, y *glb1*) y dos de estas involucrados en la domesticación (*tb1* y *c1*). En el grupo de los cuatro locus, la diversidad en el pool genético domesticado fue más de la mitad que el encontrado en el teosinte (*ssp parviglumis*). Por ejemplo, cuando todos los locus son considerados, la variación entre los genotipos del maíz domesticado para el gen *adh1* y *glb1* fue 83 % y 60 % respectivamente frente al teosinte. Para los dos genes domesticados, la variación contenida en el pool genético fue muy inferior. Por ejemplo, la variación para el gen *tb1* fue de 1-2 % de la observada en el teosinte.

Eyre-Walker et al., (1998) y Hilton y Gaut (1998) investigaron el tamaño y el largo del cuello de botella genético que ha existido durante la domesticación del maíz basado sobre la variación de la secuencia y la simulación coalescente para los genes *adh1* y *glb1*, respectivamente. Ambos estudios encontraron que el cuello de botella de la domesticación pudo haber sido de corta duración y de tamaño pequeño. Usando los resultados combinados de ambos estudios, el cuello de botella pudo haber tenido una duración de 10 generaciones o años e involucro a algo de 10 individuos. Considerando un tiempo límite de 2,800 años y una estimación de la

duración de la domesticación del maíz basado en el registro arqueológico, el cuello de botella habría tenido un tamaño de aproximadamente 2,900 individuos, aun un número extraordinariamente pequeño.

Esperanzadoramente, los esfuerzos en los estudios del genoma serán aplicados a temas en la evolución de los cultivos y no permanecerán confinados a sistemas de modelos de especies no domesticados como *Arabidopsis* y *Medicago truncatula*. Los métodos de rendimiento específico más altos pueden ser usados para evaluar la secuencia de la diversidad para una gran cantidad de muestras de genes de localización genómica conocidas en un número mayor de especies con características de domesticación y ciclo de vida contrastantes.

Los cuellos de botella de la domesticación también han sido demostrados en otros cultivos, incluyendo el “mijo perlero”, algodón, papa, frijol común y la arveja. Asimismo, un cuello de botella secundario asociado con la dispersión de los cultivos desde su tierra de origen puede estar más cerca del cuello de botella misma de la domesticación si sólo algunos individuos y sus descendientes fueron diseminados alrededor del mundo, por ejemplo, la papa y el café, donde los propágulos se derivaron de unos cuantos individuos que fueron diseminados en todo el mundo, resultando en un severo efecto fundador.

Una reducción en la diversidad de los genes de la domesticación ha sido estudiada en varios locus del maíz y en el gene regulador **BoCAL** que afecta el desarrollo de la inflorescencia del brócoli y de la coliflor. En el maíz, los estudios de variación en los genes de la domesticación **tb1** y **tgal** han revelado fuertes evidencias de los efectos de la selección, pero la reducción más grande en la diversidad no fue en el lugar del gen que codifica la proteína, sino más bien en la región reguladora antes del lugar donde se ubican los genes de la domesticación. Contrariamente a la evidencia de la selección encontrada en **tb1** y **tgal**, otros locus, como **adh1**, **glb1** y **tel**, parecen haber evolucionado de una manera neutral.

La existencia de los cuellos de botella de la domesticación depende de muchos factores, incluyendo el nivel de polimorfismo en la población domesticada, ya sea que la domesticación haya ocurrido en un área estrecha o amplia, o ya sea que fue una domesticación simple o múltiple, y la existencia de la introgresión desde las especies silvestres relacionadas después de la domesticación. También depende del sistema reproductivo de las especies, esto es, si es que es autógama o autocompatible, o si la polinización es realizado por el viento o insectos, o si la propagación de los cultivos es principalmente por semillas o por medios

vegetativos. Aunque los efectos de estos sistemas reproductivos sobre la diversidad de especies silvestres han sido revisados, ha habido estudios comparativos escasos de la existencia de los cuellos de botella de domesticación en los cultivos con diferentes sistemas reproductivos.

Todos estos cambios en la frecuencia fenotípica es descrito como Deriva Genética. Veamos algunos ejemplos en los que diversos estudios pueden ayudarnos a establecer cultivos que ha sufrido este fenómeno:

Indicador cromosómico del Efecto Fundador. El efecto fundador puede ser sospechado cuando la variación cromosómica en el progenitor silvestre es más grande que en las contrapartes cultivadas. A este respecto la variación puede ser considerado en 3 niveles: número cromosómico, forma del cariotipo y re arreglo cromosómico interno.

La “arverjilla” *Vicia sativa*, es un miembro de una variable agregada citogenéticamente, la cual incluye tipos con $2n= 10$, $2n= 12$ y $2n= 14$. Los tres números cromosómicos se encuentran en las formas silvestres de *V. sativa*, y en $2n= 10$ y $2n= 12$ ambos presentan dos cariotipos distintos, designados como A y B. Entre las especies cultivadas de *V. sativa* $2n= 14$ ninguno fue registrado y aquellos con $2n= 10$ poseen solo el cariotipo B encontrados en las especies silvestres y aquellos con $2n= 12$ el cariotipo A.

Las formas cultivadas de pimiento *Capsicum annum* var. *annuum*, tienen 2 pares de cromosomas acrocéntricos con satélites en uno o en ambos de estos pares. Por otro lado, la mayoría de las formas silvestres de *C. annum* var. *mínimum*, poseen solo un par de cromosomas acrocéntricos y estos varían por el número, tamaño y posición de los satélites.

Las lentejas serranitas cultivadas *Lens culinares* y su progenitor silvestre *L. orientalis* comparten el mismo cariotipo. Siete re arreglos cromosómicos diferentes fueron identificados en *L. orientalis* examinando las asociaciones cromosómicas en la meiosis de híbridos intraespecíficos. La lenteja cultivada tiene un re arreglo cromosómico altamente uniforme que es idéntico a los re arreglos que presenta *L. orientalis*.

Polimorfismo isoenzimático como indicador del Efecto Fundador. La evidencia del efecto fundador y la deriva genética en la evolución de las plantas cultivadas puede ser inferida de la información acumulada sobre los polimorfismos de aloenzimas e isoenzimas en especies cultivadas y sus parientes silvestres.

El arroz cultivado, los cultivares y las razas son monomórficos en el locus **ACP-1**. El arroz silvestre anual es también altamente monomórfico, pero el arroz silvestre perenne es polimórfico. La soja silvestre *Glycine soja*, es más polimórfico para varios locus enzimáticos que las especies cultivadas de *G. max*, y tiene significativamente más alelos por locus. Además las razas y los cultivares nombrados de *G. max* son más similares uno del otro que *G. soja*.

Rick et al., (1974) estudiaron el polimorfismo de 4 locus de las peroxidases en los frutos rojos de las especies de tomate. Los alelos de las especies silvestres se encontraron algunas veces en los tomates cultivados en regiones simpátricas pero rara vez en otros lugares.

La sandía silvestre *Citrullus colycinthis*, tiene frutos amargos y difieren de las especies cultivadas, *C. lanatus* por una translocación recíproca. Las dos especies se hibridizan libremente y son simpátricas sobre la mayor parte del rango distribucional de las especies silvestres. Además las especies silvestres difieren en 12 locus de las sandías cultivadas.

El principio fundador en la evolución de cultivos poliploides puede ser demostrado en el origen de los trigos hexaploides. Varios trigos primitivos hexaploides comparten los mismos patrones electroforéticos para el locus A, D y H esterasa. La especie diploide *Aegilops squarrosa*, es polimórfico en este locus, y una forma particular de este diploide, *ssp. strangulata*, con el zimograma A^{5.0}, B^{4.0}, C^{3.15}, D^{4.25} y H⁰ asignado como el mejor donante del genoma D. Esta subespecie particular ha sido favorecida como el donador del genoma D, debido a su zimograma α -amilasa.

EXAMINANDO LAS “SEÑALES” O “HUELLAS DIGITALES” DE LA SELECCIÓN

Un tema relacionado al cuello de botella de la domesticación es la mayor reducción en la diversidad genética en los locus que son los sitios directos de selección y en las regiones genéticas ligadas a tales locus. Si la selección favorece un alelo particular suficientemente fuerte que es rápidamente llevado a fijación en la población, otros locus ligados pueden ser también llevados a fijación. Esta reducción en la diversidad es conocida como un “barrido selectivo” o “conducción genética” y depende de la cantidad de recombinación en la región genética involucrada. Si un locus particular es involucrado en la domesticación de un cultivo, tal reducción en la

diversidad en el gen como una “señal” o “huella” de la selección puede ser esperado.

El estudio realizado por Wang et al. (1999) sobre la variación en el locus *tb1* del maíz ha revelado una evidencia fuerte de los efectos de la domesticación sobre un gen de la domesticación. Sin embargo, la mayor reducción en la diversidad genética no fue en la parte codificadora de la proteína del gen (unidad transcripcional), en las cuales el maíz tiene 39 % de la diversidad del teosinte. En cambio, la mayor reducción de la diversidad fue en la región reguladora del gen, región “superior”5’ no transcrita, donde el maíz solo tiene 2.9 % de la diversidad de la subespecie *parviglumis*. Lo cierto es que la parte codificadora de la proteína del gen en el maíz aun retiene mucho de la variación encontrada en el teosinte que implica que hubo bastante recombinación entre esta parte del gen y la región reguladora, y por tanto, un bajo “efecto conductivo” sobre la unidad transcripcional. Esta recombinación permitió a Wang et al., (1999; 2001) sugerir que esto probablemente tomo cientos de años de mutación en la región regulatoria del *tb1* para llegar a fijarse.

¿EXISTE UN POTENCIAL PARA LA DOMESTICACIÓN ENTRE ESPECIES VEGETALES?

Si se conoce que hay alrededor de 250,000 especies de angiospermas, y de esos menos de 500 han sido sujetos al menos a algunos intentos en la domesticación. Entre los animales, hay algo de 5,000 especies, de los cuáles menos de 20 han sido domesticados, entonces ¿Por qué más especies no fueron domesticadas, o por qué pocas especies silvestres fueron domesticadas?

Son especialmente sorprendentes muchos casos en los cuales solo uno de un grupo de especies estrechamente relacionadas haya sido domesticado. Por ejemplo, los caballos y los burros fueron domesticados, pero ninguno de las cuatro especies de cebras congéneres tampoco son capaces de cruzarse entre ellos. De manera similar en relación a las especies vegetales realmente existe un gran potencial de especies congéneres de todas las plantas cultivadas, como las diversas especies silvestres relacionadas con los *Capsicum* y que en el Perú nuestros antepasados han contado con *C. buforum*, *C. hookerianum*, *C. campylopodium*, *C. lanceolatum*, *C. cardenasii*, *C. leptopodium*, *C. chacoense*, *C. minutiflorum*, *C. ciliatum*, *C. mirabile*, *C. coccineum*, *C. paraetermissum*, *C. cornutum*, *C. parviflorum*, *C. dimorphum*, *C.*

schottianum, *C. dusenii*, *C. scolnikianum*, *C. eximiun*, *C. tovarii*, *C. galapagoense*, *C. villosum*, *C. geminifolium*. Igualmente podemos hacernos una pregunta para el caso del tomate, ¿porque ninguna de las siguientes especies congéneres han sido domesticados? *S. pimpinellifolium*, *S. cheesmanii*, *S. peruvianum*, *S. chilense*, *S. hirsutum*, *S. parviflorum*, *S. chmielewskii*, *S. pennellii*, *S. arcanum*, *S. huaylasense* y *S. corneliomulleri*. Las tres últimas incluidas por Peralta et al., (2006).

La pregunta crucial concerniente a esta selectividad de la domesticación es: ¿En todos los casos de aquellas especies nunca domesticados, la dificultad correspondió a las especies mismas, o a la gente indígena del área en las cuales las especies eran nativas?

Seis líneas independientes de evidencia convergen para explicar esta pregunta, y en la mayoría de los casos, el obstáculo correspondió a las especies mismas, y no de las personas de la localidad en cuestión: **(1)** La aceptación rápida de especies domesticadas Eurasiáticas introducidas por personas de origen no Euroasiáticos; **(2)** la rápida domesticación antigua de los especies silvestres más valiosas; **(3)** las repetidas domesticaciones independientes de muchos de ellos; **(4)** el aun debilitamiento de las plantas europeas modernas que sumo significativamente la lista de especies domesticadas valiosas; **(5)** los valiosos descubrimientos antiguos de miles de especies que fueron regularmente cosechados en estado natural pero que nunca llegaron a ser domesticados; y **(6)** la identificación de las razones particulares que impidieron la domesticación de muchas de estas especies.

Las comparaciones de especies silvestres domesticadas con los parientes silvestres nunca domesticados en la región sudamericana se observan en la figura 30. En la misma manera existen congéneres que nunca han sido domesticados en los países del norte, por ejemplo, es marcadamente asombrosa que los árboles de roble, la planta alimenticia silvestre más importante en muchas partes de Eurasia y América del Norte, nunca fueron domesticados. Tal como las almendras silvestres, las bellotas de la mayoría de los robles silvestres contienen venenos amargos, con árboles mutantes ocasionalmente poco venenosos preferidos por el hombre como forrajeros. Sin embargo, la condición poco venenosa está controlado por un solo gen dominante en las almendras, pero poligenéticamente en los robles, de modo que la descendencia de los individuos ocasionales poco venenosas son a menudo no venenosas en las almendras pero si raramente en los robles impidiendo la selección de variedades comestibles del roble hasta el día de hoy.



Figura 30. Comparación de especies silvestres domesticadas (izquierda) con sus parientes silvestres estrechamente relacionadas nunca domesticadas (derecha) revelan los factores sutiles que pueden desencadenar la domesticación.

A pesar de lo mencionado anteriormente, se reconocen que las explicaciones son incompletas, las cuáles son a menudo especulativas por naturaleza. Pero en un sentido general, para que la domesticación tenga lugar, un número de condiciones necesitan ser satisfechas desde tres ángulos: Humano, domesticación y el ambiente (figura 31). La domesticación solo procederá si las condiciones están satisfechas en las tres áreas. Los arqueólogos estudian primordialmente los factores humanos y cómo interactúan éstos con los factores ambientales. Los biólogos enfocan la atención en los recursos vegetales, aunque los factores intrínsecos que determinan cuando una planta podría ser domesticado permanecen aún por determinar. Por ejemplo, muchos investigadores vienen enfocando el análisis de la domesticación primordialmente en los factores ambientales que influenciaron las diversas áreas de domesticación y su subsiguiente influencia en el desarrollo de la agricultura y la sociedad.

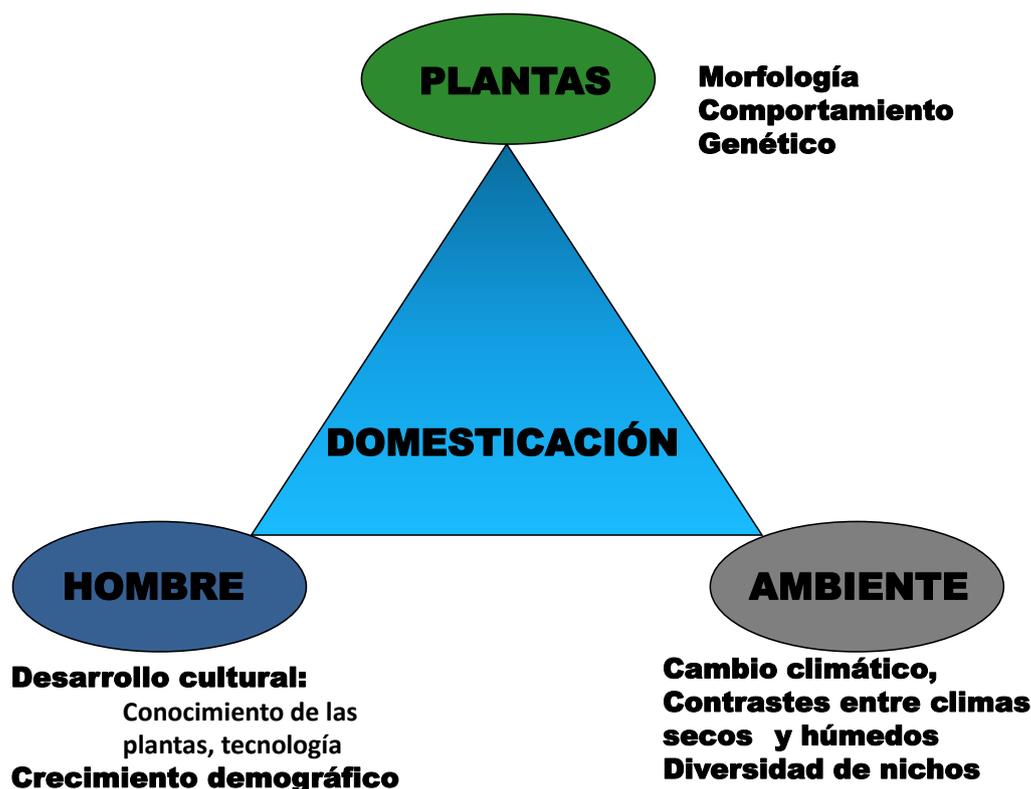


Figura 31. La domesticación resulta de la interacción de la planta, el hombre y los factores ambientales. Todos estos factores se requieren para tenga lugar la domesticación.

En el lado de la domesticación de las plantas, algunas especies deben de ser probablemente más "susceptibles" que otras para la domesticación. En las plantas, las características morfológicas que facilitan la domesticación son las enumeradas en el capítulo III. Lo que no es bien conocido es hasta qué punto son diferentes las especies no domesticadas, especialmente aquellas relacionadas que exhiben estos rasgos, o hasta qué punto estos rasgos podrían aparecer por la repetida mutación en especies diferentes. Harlan (1967) señaló que las especies de gramíneas silvestres muestran diferencias en proporción del trillado del grano (proporción del grano sobre la biomasa total en la inflorescencia, las que incluyen al raquis y glumas además del grano). El trigo silvestre tiene una proporción trilladora de alrededor de 40 %, mientras que el trigo domesticado tiene una proporción de 70 %. *Aegilops squarrosa*, la cual nunca fue domesticado por sí mismo, pero es un donante putativo del cromosoma B, tiene una proporción trilladora del 10 %. Claramente, el trigo (einkorn) silvestre es un mejor material para poner en marcha la domesticación que *A. squarrosa*.

Existen varios ejemplos de cultivos donde más de una especie ha sido domesticada en un género dado, sugiriendo que hasta cierto punto las relaciones

filogenéticas pueden ayudar a predecir la domesticación potencial de las especies. Estas incluyen al frijol (*Phaseolus spp.*), los pimientos (*Capsicum spp.*), el algodón (*Gossypium spp.*), y *Vigna spp.* Sin embargo, puede haber diferencias entre estas especies en el grado de domesticación. En el género *Phaseolus*, el frijol común (*P. vulgaris*) es la especie más fuertemente domesticada cuando se considera el número de características y el nivel de expresión comparado con su progenitor silvestre. En otras especies de *Phaseolus* domesticados, algunas características del síndrome de domesticación, como el hábito de crecimiento determinado. Esto podría significar que, por alguna razón, cualquiera de estos rasgos nunca fue seleccionado o nunca apareció. Cuatro de las cinco especies, el frijol común (*P. vulgaris*), el frijol rojo (*P. coccineus*), frijol de año (*P. polyanthus* una especie híbrida entre *P. vulgaris* y *P. coccineus*), y el frijol tepary (*P. acutifolius*) forma parte del mismo clade dentro del género. La quinta especie (el pallar) forma parte de un clade muy diferente del género donde la predicción de las relaciones filogenéticas no es de ayuda (ver Figura 7). Así, el potencial de la domesticación puede ser desigualmente distribuido dentro del género *Phaseolus*. Un argumento similar o un análisis puede ser hecho para otros géneros o especies de plantas.

El sistema reproductivo y la historia evolutiva han influenciado la domesticación. En general, las primeras especies domesticadas han sido gramíneas anuales, con un sistema reproductivo autógamo. El maíz, con su sistema reproductivo alógamo, es una excepción. La autopolinización y la propagación vegetativa pudieron haber sido favorecidas debido a que estos facilitaron a ciertos individuos después de la selección de un fenotipo favorecido. Como en cualquier sistema evolutivo, en cualquier tipo de domesticación hay varias ondas u olas de domesticación. La primera ola incluyó los cultivos alimenticios básicos, principalmente gramíneas anuales. La segunda ola incluyó las legumbres y la tercera las hortalizas y árboles frutales. Posteriormente, fueron domesticados los forrajes. Los árboles frutales experimentaron una domesticación limitada. Frecuentemente las mutaciones del brote fueron seleccionados y propagados vegetativamente. Así, muchas variedades de árboles frutales difieren poco de otras variedades y de sus progenitores silvestres, por tanto, es también difícil distinguirlos de sus progenitores silvestres. También pueden naturalizarse fácilmente y formar poblaciones asilvestradas que son difíciles de distinguir de las poblaciones verdaderamente silvestres como la aceituna. Observaciones similares pueden ser hechas en un grado menor en cultivos forrajeros.

¿Hay características genéticas que favorecerían la domesticación? Como Darwin observó (1859, 1868), la diversidad genética tiende a estar presente o al menos es generada por la mutación durante el límite de tiempo de la fase de la domesticación. Y tal como se mencionó anteriormente, hay pocos estudios de las tasas de mutación en plantas, y mucho menos comparaciones entre especies domesticadas estrechamente relacionadas vs especies no domesticadas. La vinculación de ciertos genes de domesticación pudo haber sido crucial para facilitar la selección del síndrome de domesticación (o ciertos aspectos cruciales de ella). Así, aquellas especies que tienen los genes de domesticación agrupados habrían sido más fáciles de domesticar. La información adicional sobre la vinculación de especies que no han sido domesticadas podría requerir ayuda para contestar a la pregunta de si la vinculación de ciertos genes es un prerrequisito para la domesticación.

Paterson et al. (1995) observaron en una serie de cereales de distintos centros de domesticación (maíz de Meso América, sorgo de África, y arroz en China) que algunos rasgos de la domesticación pareciera estar controlados por genes homólogos. Estas observaciones se hicieron posibles por la existencia de genes preservados en los cromosomas de especies relacionadas como resultado de un antepasado común extenso entre estos descendientes de gramíneas. Los rasgos investigados incluyeron el tamaño de la semilla, la dehiscencia de la semilla, y la respuesta fotoperiódica a la floración. Aunque hay algo de incertidumbre en lo que se refiere a la localización específica de los genes debido a que estos fueron analizados por la técnica QTL, en las que las posiciones correspondientes ocurrieron más a menudo solo por casualidad. Todos estos resultados sugieren que los mismos genes en diferentes cultivos parecen estar seleccionados por una amplia dispersión geográfica y una domesticación independiente. Aunque estas características son complicadas y probablemente implica muchos genes, parece que siempre los mismos conjuntos de genes son seleccionados. ¿Por qué estos genes han sido seleccionados y otros no? La información adicional sobre estos genes así como también otros genes que controlan las mismas características necesitan ser obtenidos. En particular, la mutagénesis y otros experimentos con genes homólogos relacionados, y especies no domesticadas tendrán que ser conducidos.

La sociedad humana necesita estar presente, predispuesta hacia la domesticación, y capaz de domesticar. Del estudio de los cultivos, se sabe que algunas domesticaciones iniciales han sido abandonadas. Estos incluyen cultivos

domesticados en los centros norteamericanos y nor chinos. Los primeros llevaron a un auge, entre otros a *Chenopodium bushianum*, *Iva annua*, *Hordeum pusillum*, y *Helianthus annuus*. Excepto del último, las otras domesticaciones han llegado a ser insignificantes o han desaparecido después de que se domesticara el maíz, la calabaza, y los frijoles, que fueron introducidos del centro mesoamericano. En el norte de China, el sorgo y el “mijo de rabo de zorro” fueron domesticados. Su importancia disminuyó después de la introducción del arroz, el cual fue domesticado después en el sur de China. Así, un número de especies ha sido domesticado, pero por razones que no son adecuadamente comprendidas, su cultivo fue discontinuado o abruptamente restringido. Puede ser que estos sucumbieron por la introducción de una cultura dominante de otro lugar (incluyendo las plantas cultivadas asociadas con esa cultura), o que, alternativamente, los cultivos introducidos tuvieron distintas ventajas agronómicas o nutritivas sobre los cultivos nativos.

Finalmente, uno tiene que preguntarse cuántos cultivos puede domesticar una sociedad a la vez, especialmente del mismo tipo (ejemplo, los cereales o fuentes de carbohidratos; las legumbres o fuentes de proteínas). Lev-Yadun et al. (2000) sugirieron que la domesticación de todos los "cultivos fundadores" del Creciente Fértil (trigo einkorn, trigo emmer, cebada, guisante, garbanzo, lenteja, y lino) tuvieron lugar en una zona restringida en el sur de Turquía. Esta aseveración se basó en resultados genéticos del trigo einkorn. Salamini et al. (2002) para el caso del trigo emmer demostraron relaciones cercanas entre tipos silvestres y domesticados en el área, así como también un traslape en el sur de Turquía de la distribución contemporánea de los parientes silvestres de los cultivos fundadores. Badr et al. (2000) han mostrado un centro de domesticación para la cebada en la parte sur del Levante (la rama occidental del Creciente Fértil). Otras áreas que han permanecido inaccesibles por razones políticas quedan por ser exploradas, particularmente en el norte de Siria e Irak, así que ellas pueden tanto ser identificadas o excluidas como áreas actuales de domesticación de estos cultivos fundadores. Podría haber sido que en un área dada, solo un cereal o legumbre habría sido domesticada. Intentos adicionales en la domesticación habrían sido también tan difíciles y no habrían sido intentados por largo tiempo como en las especies domesticadas que han proveído productos satisfactorios. En los *Phaseolus*, uno de los centros de domesticación de *P. lunatus* “pallar” está ubicado en las vertientes occidentales de los Andes de Ecuador y norte del Perú. Este centro dio origen al tipo llamado "pallar grande". Es notable, sin embargo, que a altitudes superiores crezcan poblaciones silvestres de frijol común, las cuales al parecer nunca fueron domesticadas a pesar de haber sido

domesticadas en otro lugar. Esta observación sugiere que en cualquier región dada sólo un número limitado de especies será domesticado a pesar de la aptitud de otras especies. Puede ser que hay sólo un número limitado de especies que pueden ser domesticadas en cualquier tiempo.

Así, hay un número de razones de por qué tan pocas especies fueron domesticadas. Algunas están relacionados a las características intrínsecas de las plantas. Las otras están relacionadas con el hombre y el ambiente en las cuales la agricultura se originó. Esto sugiere, sin embargo, que permanecen otras especies por domesticar.

¿POR QUÉ HUBO POCOS TERRITORIOS DE PRODUCCIÓN AGRÍCOLA?

La producción alimenticia otorgó a los agricultores enormes ventajas demográficas, tecnológicas, políticas y militares sobre sus vecinos cazadores-recolectores. La historia de los pasados 13 000 años consta de acontecimientos de las sociedades de cazadores-recolectores que llegaron a ser expulsados, infectados, conquistados o exterminados por las sociedades agrícolas en cada área del mundo adecuado para la agricultura. Por consiguiente uno ingenuamente podría haber anticipado que, en cualquier parte del mundo, uno o más de las sociedades locales de cazadores-recolectores pudo haber tropezado accidentalmente con la domesticación, convirtiéndose en agricultores, y por consiguiente estos compitieron con otras sociedades locales de los cazadores-recolectores. De hecho, la producción alimenticia se desarrolló independientemente en la mayoría de las nueve áreas del mundo (Creciente Fértil, China, Mesoamérica, Andes/Amazonía, Oriente de Estados Unidos, Sahel, África Oeste tropical, Etiopía y Nueva Guinea).

El misterio aumenta cuando uno escudriña la lista de las tierras nativas. Nuevamente uno puede pensar que las áreas más productivas para la agricultura hoy en día corresponden aproximadamente por lo menos, a las áreas más productivas en el pasado. En realidad, la lista de las tierras nativas y la lista de las canastas alimenticias del mundo moderno son casi mutuamente exclusivas (Figura 32, centros de origen y áreas mayores de producción mundial moderna).

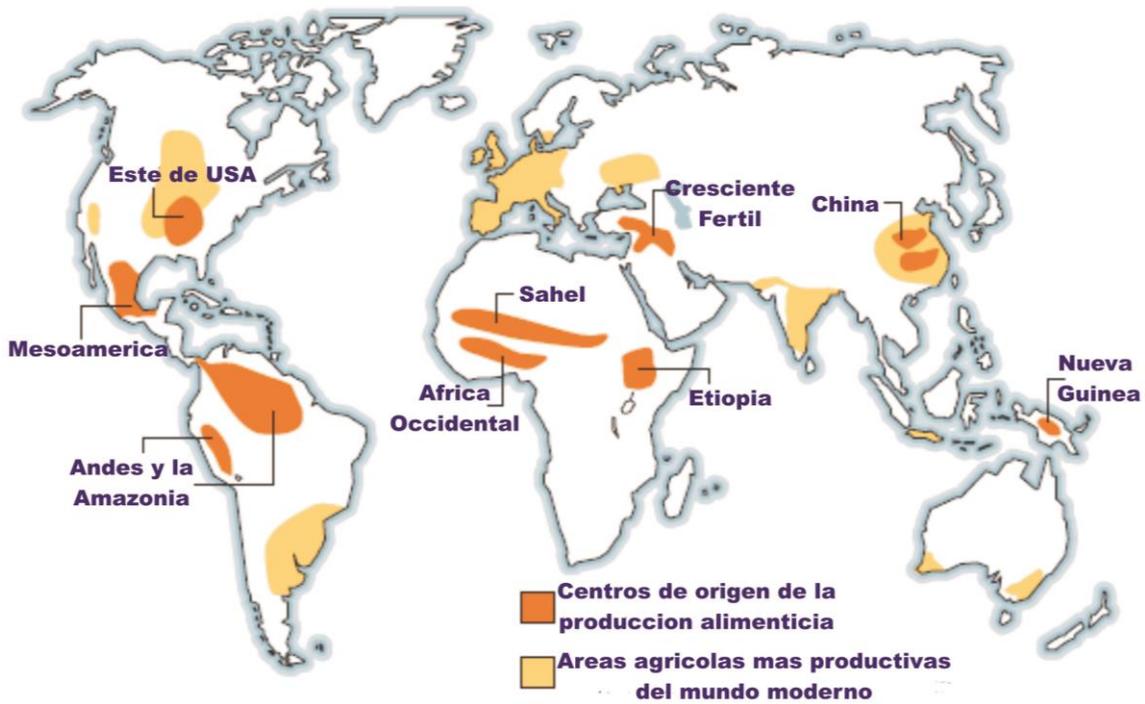


Figura 32. Centros Antiguos y modernos de la agricultura. Los centros antiguos de origen de domesticación de las plantas. Las nueve áreas nativas de producción alimenticia están indicadas por las áreas anaranjadas en el mapa. La mayoría de áreas agrícolamente productivas del mundo moderno, como es el caso de los cereales y los principales productos alimenticios, están indicadas por las áreas de color amarillo. Nótese que allí no hay casi ningún solapamiento entre las áreas resaltadas, excepto China que aparece con ambas distribuciones, y que las áreas más productivas de hoy en la parte central de Estados Unidos se aproxima a las áreas de la parte este de los Estados Unidos donde la domesticación se originó. La razón que las dos distribuciones son tan diferentes es que la agricultura se desarrolló en las áreas para las cuales los antepasados silvestres de los cultivos domesticables más valiosos fueron nativos, pero otras áreas resultaron ser mucho más productivas cuando esas especies domesticables valiosas llegaron allí.

La lista más reciente incluye a California, Zona de las Praderas de América del Norte, Europa, las pampas argentinas, el Cabo del Sur de África, el subcontinente hindú, Java y el cinturón de estepas de Australia. ¿Por qué estas áreas están evidentemente bien ubicadas para la agricultura o agrupadas hoy en día y por qué no fueron así en el pasado?

La explicación es que las tierras nativas de la agricultura fueron en lugar de ella, simplemente regiones para las cuales la mayoría de las especies silvestres domesticadas y las más valiosas también fueron nativas de esa región. Sólo en esas áreas estaban los primeros agricultores incipientes capaces de competir con los cazadores-recolectores locales. Una vez que las especies silvestres localmente disponibles habrían sido domesticadas y se habían difundido fuera de las tierras nativas, las sociedades de esas tierras nativas no tuvieron otra ventaja mayor que

aquellas con las que habían iniciado, y estos fueron a la larga superados por sociedades cuyas áreas eran más fértiles o climáticamente más favorables.

Por ejemplo, el Creciente Fértil del sudoeste de Asia fue el hogar de los trigos, cebadas y arvejas silvestres, y diversos animales, una lista que incluye aun todavía los cultivos y animales más valiosos del mundo moderno. Por lo tanto los cazadores-recolectores del Creciente Fértil domesticaron esas especies y se convirtieron en los primeros agricultores del mundo, comenzando aproximadamente hace 8 500 años. Este inicio en la producción alimenticia les permitió a ellos y a sus vecinos también desarrollar las primeras herramientas de metal del mundo, formando los imperios y los ejércitos. Esas herramientas de conquista, y los genes humanos del Creciente Fértil, gradualmente se dispersaron por el Oeste hacia Europa y África del Norte y por el Este al subcontinente hindú y Asia central. Sin embargo, una vez que esos cultivos, animales e invenciones humanas se habrían difundido, las sociedades del Creciente Fértil no poseyeron otras ventajas. Como todos estos elementos lentamente se dispersaron al Noroeste a través de Europa, la agricultura y el poder también se desvió al Noroeste desde el Creciente Fértil hacia áreas donde la agricultura nunca se había originado independientemente, primero a Grecia, luego a Italia, y finalmente hacia el Noroeste de Europa. Las sociedades humanas del Creciente Fértil inadvertidamente se encargaron de acelerar un lento suicidio ecológico en una zona de poca lluvia propenso a la deforestación, erosión del suelo y salinización.

REGIONES DE DOMESTICACIÓN EN AMÉRICA

Cuatro regiones ahora son generalmente consideradas de haber sido áreas independientes de la domesticación de cultivos en América: Este de Norteamérica, Mesoamérica, la región andina y las tierras bajas tropicales de Sudamérica. La Tabla 10 muestra las fechas aproximadas de las primeras apariciones en el registro arqueológico de algunos de los cultigenes asociados a cada región.

Parte Este de Norteamérica. Solamente cuatro especies son comúnmente reconocidas de haber sido domesticadas en el Este de Norteamérica, mucho menos que el número de especies domesticadas en otras regiones. Las domesticaciones en la parte Este de Norteamérica también aparecen mucho después en el registro arqueológico que el de las primeras especies domesticadas en otras regiones. Los ríos en esta área proveyeron abundantes peces y crustáceos, mientras que las nueces recolectadas fueron las primeras plantas básicas en su alimentación. *Cucurbita pepo ssp ovifera* fue la primera al parecer en ser domesticada,

posiblemente debido a que sus frutos eran útiles como contenedores o envases y flotadores para las redes de pescar, aunque las semillas ricas en aceite pudieron haber sido consumidas. Las formas tipo verduras u hortalizas se desarrollaron después. *Iva annua* y *Helianthus annuus* (girasol) también fueron domesticadas por sus semillas ricas en aceite. El primer signo de domesticación en los tres es el aspecto de transformación de frutos/semillas pequeñas a frutos/semillas grandes, fuera de la gama de formas encontradas en las especies silvestres modernas. *Cucurbita pepo* y el girasol siguen siendo cultivos importantes, pero *Iva annua* habría desaparecido del cultivo en la época del contacto europeo. Las semillas de la cuarta especie domesticada, *Chenopodium berlandieri*, no son significativamente más grandes que las de los chenopodios silvestres, pero si tienen testas más finas (Smith, 1984), probablemente reflejando la pérdida de la dormancia de la semilla. Esta especie sobrevivió como planta cultivada hasta el siglo XVIII (Smith, 1995) pero actualmente es solo una maleza. Otras especies se piensa que han sido cultivadas pero no muestran nada de cambios morfológicos que indiquen un proceso de domesticación, y que incluye a *Polygonum erectum*, *Ambrosia trifida*, *Phalaris caroliniana* y *Hordeum pusillum*. El arroz silvestre (*Zizania palustris*) y la alcachofa de Jerusalén (*Helianthus tuberosus*) fueron explotados, pero pueden deber su domesticación a los europeos.

Las semillas de los cultivos del Este de Norteamérica fueron cosechados al parecer cortando o desarraigando (Gremillion, 2004). Ambas técnicas se supone que han favorecido la pérdida de la dispersión de la semilla (Davies e Hillman, 1992). Esto no se ha documentado para la mayoría de los cultigenes del área, posiblemente debido a que las partes de la planta que podrían mostrar los cambios no están generalmente recubiertas en las muestras arqueológicas de semillas o frutos cosechados. El incremento en el tamaño de las semillas, que en muchos cultivos del Viejo Mundo precede a la pérdida de la dispersión, tampoco ha ocurrido en muchos de los cultigenes supuestos, quizás porque éstos fueron, por lo menos inicialmente, cultivados simplemente para la subsistencia suplementaria, para equilibrar los efectos de los años de poca abundancia de las nueces silvestres (Gremillion, 2004). Las poblaciones silvestres modernas de *I. annua*, *Ch. berlandieri* y *P. erectum* tienen producciones de grano comparables con aquellas estimadas para el maíz norteamericano prehistórico (Smith, 1989). La presión de selección por el hombre sobre tales cultivos productivos pero subsidiarios pudo haber sido demasiado limitado para provocar cualquier cambio marcado en el fenotipo. En el Este de Norteamérica el cultivo potencial de las especies, con excepción de las cuatro

especies domesticadas, parece haber permanecido en etapas de cultivo o de incipiente domesticación.

Tabla 10. Regiones de algunas de las especies domesticadas en el continente americano y fechas aproximadas de su aparición en el registro fósil en cada región.

Años antes del presente	Este de Norteamérica	Mesoamérica	Región Andina	Tierras bajas tropicales de Sudamérica
1000	<i>Helianthus tuberosus</i> <i>Zizania palustris</i>	<i>Chenopodium berlandieri</i> ssp. <i>Nuttalliae</i> <i>Pachyrhizus erosus</i> <i>Phaseolus lunatus</i> <i>Phaseolus occineus</i>	<i>Physalis peruviana</i> <i>Solanum quitoense</i> <i>Pachyrhizus ahipa</i> <i>Nicotiana tabacum</i> <i>Amaranthus caudatus</i>	<i>Ananas comosus</i> <i>Solanum sessiliflorum</i>
2000	<i>Polygonum erectum</i> <i>Hordeum pusillum</i> <i>Phalaris caroliniana</i>	<i>Phaseolus acutifolius</i> <i>Phaseolus vulgaris</i> <i>Cannaalia ensiformis</i> <i>Persea americana</i> <i>Theobroma</i> sp. (¿cacao?)	<i>Solanum muricatum</i> <i>Pachyrhizus tuberosus</i>	
3000	<i>Chenopodium berlandieri</i> ssp. <i>jonesianum</i>		<i>Oxalis tuberosa</i> <i>Erythroxylon novogranatense</i>	
4000	<i>Iva annua</i> <i>Helianthus annuus</i> <i>Cucurbita pepo</i> ssp. <i>ovifera</i>	<i>Amaranthus cruentus</i> <i>A. hypochondriacus</i> <i>Physalis</i> sp.	<i>Phaseolus vulgaris</i> <i>Chenopodium quinoa</i> <i>Cucurbita maxima</i> <i>Solanum tuberosum</i> <i>Ipomoea batatas</i> <i>Canna edulis</i> <i>Capsicum baccatum</i>	<i>Capsicum chinense</i>
6000	<i>Ambrosia trifida</i>	<i>Cucurbita argyrosperma</i> <i>Gossypium hirsutum</i> <i>Capsicum annum</i> <i>Setaria parviflora</i> <i>Zea mayz</i>	<i>Phaseolus lunatus</i> <i>Cannaalia plagiosperma</i> <i>Cucurbita ficifolia</i> <i>Cucurbita moschata</i> <i>Gossypium barbadense</i>	
		<i>Cucurbita moschata</i> <i>Zea mayz</i> (polen, fitolitos) <i>Setaria macrostachya</i> <i>Cucurbita pepo</i> ssp. <i>Pepo</i>	<i>Cucurbita moschata</i>	<i>Manihot esculenta</i> <i>Marantha arundinacea</i> <i>Arachis hypogea</i> <i>Calathea</i> sp. (fitolitos) <i>Maranta</i> sp. (fitolitos)

Región de Mesoamérica. Las secuencias arqueobotánicas más extensas de Mesoamérica vienen de escenarios ecológicos inadecuados para los progenitores

silvestres de los principales cultivos de esta región. Estos cultivos aparecen de esta manera en el registro arqueobotánico como completamente domesticados, y las presiones selectivas impuestas inicialmente en su domesticación son desconocidas.

Como en el Este de Norteamérica, *Cucurbita* es la primera especie domesticada. La especie *C. pepo* domesticada en Mesoamérica ahora está asignada a una diferente subespecie (*C. pepo* ssp. *pepo*) de la especie norteamericana domesticada (*C. pepo* ssp. *ovifera* var. *ovifera*). Los datos del análisis de isoenzimas y de los polimorfismos del cloroplasto, mitocondrias y ADN indican que las dos subespecies fueron domesticadas independientemente (Decker, 1988; Decker-Walters et al., 2002; Sanjur et al., 2002). Una segunda especie, *C. argyrosperma* (syn. *C. mixta*), fue domesticada probablemente en las tierras bajas tropicales de México meridional. *C. moschata*, que incluye el zapallo loche, se relaciona muy cerca a *C. argyrosperma* pero específicamente es distinta. Su ancestro silvestre es desconocido pero pudo haber sido domesticado en Sudamérica o en Mesoamérica.

En cuanto al maíz, los restos macrobotánicos sugieren que fue domesticado después que *Cucurbita*, aunque esto puede cambiar cuando las investigaciones arqueológicas se conduzcan más cercanamente a la región presumida de la domesticación del maíz, la cuenca de Balsas de la parte oeste-central de México. Los restos microbotánicos permanecen (granos de almidón, fitolitos y polen) en América Central y la parte Norte de Sudamérica fechados a los primeros restos macrobotánicos de México, y se ha calculado a través de las tasas mutacionales de los microsátélites que el maíz divergió de su progenitor silvestre hace unos 9 000 años. Si estas fechas se sostienen, se sugiere que el maíz desplazó algún grano cultivado anterior, probablemente *Setaria parviflora* (Austin, 2006).

En lo que se refiere a los frijoles, éstos fueron domesticados al parecer después que el maíz y *Cucurbita*; *Phaseolus vulgaris* en México central, *P. acutifolius* en la parte norte o central de México, *P. coccineus* en las montañas húmedas y *P. lunatus* en las tierras bajas húmedas de México o en la parte este de los Andes. Una quinta especie, *P. dumosus* (sin. *P. polyanthus*), no reconocido en el registro arqueológico, pudo haber sido domesticado en Guatemala.

Los registros de los tributos pagados al emperador azteca muestran que los pseudocereales (*Amaranthus* spp. y posiblemente también *Chenopodium* spp) han sido importantes no tan lejos respecto al maíz y a los frijoles. *A. cruentus* y *A. hypochondriacus* fueron domesticados de un complejo de formas de malezas que se relacionaban con los cultivos progenitores silvestres, derivados silvestres o

contribuidores de nuevos caracteres por introgresión, y que aún siguen siendo confusos. *Ch. berlandieri* ssp. *nuttalliae* fue domesticado de especies de *Ch. berlandieri* silvestres mexicanas, probablemente independientemente de la domesticación de *Ch. berlandieri* de la parte este de Norteamérica. No hay hasta ahora registros arqueobotánicos de *Ch. berlandieri* domesticados en Mesoamérica, pero se ha cultivado por bastante tiempo en México para desarrollarse en un cultivo multipropósito, con diversas formas de cultivo como verduras por sus hojas, como hortalizas tipo brócoli y como grano.

La única raíz cultivada definitivamente domesticada en México es *Pachyrhizus erosus*, una legumbre que se cultiva por sus raíces carnosas que actualmente viene ganando popularidad en los EE.UU y en otras partes (National Research Council, 1989). El camote (*Ipomoea batatas*) se pudo haber domesticado en Mesoamérica, pero su centro de origen todavía no se sabe definitivamente.

Otras especies domesticadas mexicanas se agregan a las variadas dietas sin ser fuentes importantes de calorías. El ají de las montañas de Mesoamérica, *Capsicum annuum*, es hoy la especie más importante de *Capsicum* a nivel mundial. El tomate fue domesticado en Mesoamérica después de otros cultivos, siguiendo posiblemente la dispersión de su antepasado silvestre, *Lycopersicon esculentum* var. *cerasiforme*, desde la parte occidental de Sudamérica como una maleza de la agricultura. Fue precedido probablemente en el cultivo por el tomate verde mexicano, *Physalis philadelphica*. El cacao (*Theobroma cacao*) parece también haber sido domesticado en México siguiendo una dispersión natural o posiblemente mediado por el hombre desde Sudamérica.

Las fibras, así como los contenedores, eran productos vegetales no alimenticios importantes en la economía prehistórica. *Gossypium hirsutum*, el más productivo de los algodones modernos, fue domesticado probablemente en la península de Yucatán a partir de la especie silvestre de *G. hirsutum* (Brubaker y Wendel, 1994).

Región andina. Como en Mesoamérica, el registro arqueobotánico más extenso viene de un área en la cual pocos cultivos han sido probablemente domesticados, en este caso la costa desértica del Perú. Relativamente pocas excavaciones se han emprendido en las montañas andinas, donde se encuentran los parientes silvestres más cercanos de muchas especies andinas domesticadas.

Las primeras plantas domesticadas una vez más parecen haber sido varias especies de *Cucurbita*, esto no es sorprendente puesto que los primeros registros arqueobotánicos vienen sobre todo de gente que vivía en la costa que habría necesitado estas especies como contenedores y como flotadores de las redes de pescar. Los macroremanentes de cuatro especies diferentes aparecen hace 4 000 y 5 000 años. Por ejemplo, el ancestro silvestre de *C. maxima* que hoy día está confinado a Bolivia, Argentina y Uruguay; el ancestro silvestre de *C. ficifolia* es desconocido pero esta especie se asume que es una especie domesticada andina; mientras que *C. moschata* es una especie adaptada a terrenos bajos cuyo ancestro silvestre también es desconocido. *C. ecuadorensis* nunca pudo haber sido más que un especie semidomesticada substituido posteriormente por *C. moschata*.

Inusualmente, no se domesticó ningún cereal importante en los Andes. *Bromus mango*, un cereal de menor importancia domesticado en Chile, llegó a extinguirse en épocas históricas. Los remanentes macrobotánicos del maíz han sido reportados en el registro arqueológico en Sudamérica aproximadamente en el mismo periodo como los primeros restos macrobotánicos del maíz en México (Bronavia y Grobman, 1989). Los restos microbotánicos sugieren que el maíz llegó a Sudamérica aún mucho más antes. No se conoce a ningún pariente silvestre cercano al maíz en Sudamérica, y los datos de microsátélites sugieren una sola domesticación del maíz en Mesoamérica siguiendo una dispersión a Sudamérica. El alimento básico indígena de carbohidratos en la región andina no eran los cereales, sino los pseudocereales y las raíces y tuberosas que eran cultivadas por sus órganos subterráneos.

El pseudocereal principal en los Andes es la quinua (*Chenopodium quinoa*). Éste es un tetraploide, así como la especie mesoamericana y norteamericana domesticada *Ch. berlandieri*, pero las dos especies son claramente distintas. La quinua fue domesticada en los Andes de progenitores conespecíficos o malezas silvestres (Wilson, 1990). La cañigua tolerante al frío (*Ch. pallidicaule*), encontrada en los límites superiores de las plantas cultivadas en los Andes, es una especie semidomesticada que conserva muchas características de su progenitor silvestre (Gade, 1970). El grano andino amaranto, *Amaranthus caudatus*, se supone como en el caso de la quinua, haber sido domesticado de un progenitor andino (*A. quitensis*) independientemente de la domesticación de los amarantos en Mesoamérica, aunque la taxonomía tanto de amarantos amalezados y domesticados todavía es confuso, y una sola domesticación sigue siendo posible.

Aunque la región andina se asocia tradicionalmente a una agricultura con cultivos de semillas, las raíces cultivadas por sus órganos vegetativos de almacenamiento ricos en almidón fueron y son importantes en las alturas y zonas bajas. El principal entre éstos es la papa (*Solanum tuberosum*), domesticada en las zonas andinas del sur del Perú. Otras especies domesticadas de altura, poco conocidos fuera de los Andes, incluye la oca (*Oxalis tuberosa*), el olluco (*Ullucus tuberosus*) y la mashua (*Tropaeolum tuberosum*). La achira (*Canna edulis*) y el camote no toleran bajas temperaturas así que se cultivan a bajas altitudes.

Estos órganos vegetativos de almacenamiento son notoriamente pobres en proteína y en la región andina como en Mesoamérica, las cantidades significativas de proteína dietética vienen de las legumbres. El frijol y el pallar ambas tienen ancestros silvestres que se extiendan desde el sur de Mesoamérica a lo largo de los Andes. Los datos sobre las proteínas de almacenamiento de las semillas, isoenzimas y polimorfismos de ADN indican que ambas especies fueron domesticadas por lo menos dos veces, en la región andina y en Mesoamérica. En cambio los frijoles del gentil son tratadas como especies distintas de las especies domesticadas en Mesoamérica (*Cannavalia plagioperma*, en comparación con *C. ensiformis*), aunque las dos están relacionadas para hibridarse y pueden ser diferenciados como resultado de un aislamiento geográfico siguiendo la dispersión de un solo centro de domesticación. *Pachyrhizus ahipa*, conocido como “ahipa”, “jicama” produce una raíz carnosa muy similar a la de *P. erosus* mexicano, pero hoy día está confinado a una parte muy limitada de los Andes en Perú y Bolivia.

Muchas de las frutas cultivadas o explotadas en la región andina son poco conocidas fuera de esta región, pero el tomatito de los Incas (*Physalis peruviana*) ahora es un cultivo de menor importancia de exportación en Perú, Bolivia, Ecuador, México, Colombia (primer productor mundial), España y África; el pepino (*Solanum muricatum*) y el tomate de árbol (*Solanum betacea*, syn. *Cyphomandra betacea*) se ha cultivado para exportación en Nueva Zelanda, y la naranjilla (*Solanum quitoense*) ha atraído la atención como un cultivo poco explotado.

Los ajíes se han consumido en la región por más de 5 000 años (Pickersgill, 1969; Perry et al., 2007). *Capsicum baccatum* fue domesticado probablemente en los valles del sur de Bolivia en la línea divisoria de las aguas del Amazonas, pero el ancestro silvestre de las especies andinas de *C. pubescens*, y por lo tanto su centro de domesticación, no son conocidos. La región andina es también el centro de origen

de dos estimulantes bien conocidos, la coca (*Erythroxylon coca* y *E. novogranatense*) y los tabacos (*Nicotiana tabacum* y *N. rustica*).

El algodón es una de las primeras plantas que aparece en los restos arqueobotánicos de la costa del Perú y fue utilizado como cordeles y redes de pescar, así como textiles. El algodón domesticado sudamericano pertenece a la especie *Gossypium barbadense*, diferente a *G. hirsutum* de Mesoamérica, y parece haber sido domesticado de formas silvestres locales.

Tierras bajas tropicales de Sudamérica. La población india americana de la Amazonia se ha estimado en al menos 5 millones en el momento del contacto europeo. Subsistieron por la caza, pesca y el cultivo, el manejo o mejora de por lo menos de 138 especies vegetales en 44 familias (Clement, 1999). Las investigaciones arqueológicas en la Amazonia siguen siendo muy limitadas, pero los cultigenes domesticados en las tierras bajas al este de los Andes se han recuperado de sitios arqueológicos sobre la costa pacífica de Perú y Ecuador. Las fechas de estos especímenes dan una estimación mínima de la antigüedad de la agricultura amazónica.

La tierra baja tropical sudamericana se ve tradicionalmente como el centro de la horticultura del cultivo de raíces y tuberosas. El más importante de estos cultivos, hoy y prehistóricamente, es la yuca (*Manihot esculenta*), que fue domesticada en la frontera de la parte sur de la Amazonia, en la transición de Perú y Brasil. Estudios similares todavía no se han conducido para localizar los sitios de la domesticación del arrurruz (*Marantha arundinacea*) o de uncucha (*Xanthosoma sagittifolium*). Léren, topi-tambu (*Calathea allouia*) la cual, sobre la evidencia de estudios de fitolitos, fue ampliamente distribuido prehistóricamente, y hoy es un cultigen menor y probablemente está desapareciendo, al igual que el ñame americano (*Dioscorea trifida*).

Los investigadores han enfatizado que la yuca es inadecuada como un alimento básico debido al contenido proteínico limitado de sus raíces. Algunas proteínas dietéticas fueron proporcionadas indudablemente por el maíz, que fue cultivado extensamente en el periodo del contacto europeo. Clement (1999, 2010) observó que uno de los primeros exploradores europeos también registró “muchas avenas”, con las cuales los indios hacían el pan, y sugirió que éste pudo haber sido la gramínea *Leersia hexandra*, aunque otros consideran que fue más probablemente *Oryza glumaepatula*, especie nativa de Sudamérica.

Una legumbre importante, el cacahuate o maní (*Arachis hypogaea*), un tetraploide anual, fue domesticado al Este de los Andes, probablemente cerca del área en la cual la yuca fue domesticada (Kochert et al., 1996). Llegó a ser extensamente distribuida prehistóricamente, posiblemente dispersándose en asociación con la yuca. Por el contrario, *A. villosulicarpa*, un cultigen diploide perenne que pertenece a una sección diferente del género, esta confinada a una sola tribu amazónica. Una tercera especie el frijol ñame, *Pachyrhizus tuberosus*, todavía se cultiva extensamente en la Amazonia y pudo haber sido domesticado en la Amazonia occidental, aunque Sørensen (1988) sugiere que pueda no ser específicamente distinto de *P. erosus* de Mesoamericana.

La piña (*Ananas comosus*) es la fruta más familiar de las especies domesticadas en la Amazonia. Muchas especies de palmas se valoran por sus frutos, aunque se considera que solamente la palma del pijuayo (*Bactris gasipaes*) está verdaderamente domesticada. Sus frutos almidonosos se consumen cocinados y también proporcionan harina para hornear. La cocona (*Solanum sessiliflorum*) está relacionado con el *S. quitoense* andino y se utiliza principalmente para jugo. La pulpa alrededor de las semillas del cacao blanco (*Theobroma grandiflorum*) también producen un jugo delicadamente sabroso, bastante valorado localmente.

Capsicum chinense está mejor adaptada a condiciones tropicales húmedas que los otros ajíes domesticados. Se piensa que ha sido domesticado en las tierras bajas al este de los Andes y haberse dispersado en asociación con la yuca y quizás el cacahuate o maní.

LA DISPERSIÓN DE LA PRODUCCIÓN ALIMENTICIA

Desde las tierras nativas de la domesticación, la producción alimenticia se propagó alrededor del mundo básicamente de dos formas: **(1)** La forma menos común fue la de los cazadores-recolectores fuera de sus áreas de origen para adquirir cultivos o animales llevados nuevamente a sus tierras nativas, facultándolos a asentarse como agricultores o criadores, tan avalado por las pruebas arqueológicas en beneficio sustancial de la continuidad del material cultural, y por la evidencia genética, lingüística y restos óseos de la continuidad de las poblaciones humanas. El ejemplo más claro de tal adopción local de la producción alimenticia se encuentra en el sur de África, donde hace aproximadamente 2 000 años algunos cazadores-recolectores de Khoisan adquirieron ganados eurasiáticos (vacunos, ovejas y caprinos) llegando del Norte y convirtiéndose en criadores (llamados como los hotentotes). **(2)** La forma más frecuente, sin embargo en esta, es que los

cazadores–recolectores locales no tuvieron oportunidad para adquirir cultivos y ganado antes de que ellos fueron invadidos o reemplazados por agricultores que se expandían fuera de sus tierras nativas, explotando sus ventajas demográficas, tecnológicas, políticas y militares sobre los cazadores–recolectores.

Las expansiones de los cultivos, animales, y aun las personas y las tecnologías se dieron más rápidamente a lo largo del eje Este–Oeste que a lo largo del eje Norte–Sur (ver Figura 33).



Figura 33. El mayor eje continental está orientado del este hacia el oeste para Eurasia, pero de norte a sur para América y África. La dispersión de la producción alimenticia ocurrió más rápidamente a lo largo del eje Este–Oeste que a lo largo del eje Norte–Sur, principalmente porque las posiciones en las mismas latitudes requirieron menos cambios evolutivos o adaptación hacia características domesticadas que si se dan en diferentes latitudes.

La razón es obvia. Las localizaciones a la misma latitud comparten idénticas longitudes de día y estacionalidades, a menudo presentan climas similares, hábitat y enfermedades, y por lo tanto requieren menos cambios evolutivos o adaptaciones de los domesticados, tecnologías y culturas que si se necesitan a latitudes diferentes. Los ejemplos incluyen la rápida dispersión hacia el Este y Oeste del trigo, los caballos, las ruedas y escritura de origen asiático occidental, y la dispersión hacia el Oeste de los cítricos y los melocotones de origen chino, a lo largo del eje Este – Oeste de Eurasia. Esto puede ser contrastado con la lenta dispersión de animales eurasiáticos y la no dispersión de cultivos eurasiáticos hacia el Sur a lo largo del eje Norte-Sur de África, la lenta dispersión del maíz mexicano y la no dispersión de la escritura y rueda mexicana y las llamas y papas andinas a lo largo del eje Norte–Sur de América, y la escasa dispersión de la producción alimenticia del sur a lo largo del eje Norte–Sur del subcontinente hindú.

Estos aspectos descritos no debe negar la existencia de barreras ecológicas en la misma latitud dentro de Asia y América, pero el patrón general permanece. El eje Este – Oeste de Eurasia, y el enriquecimiento rápido resultante de las sociedades

en cada parte de Eurasia por los cultivos y las tecnologías de otras partes de Eurasia, se convirtieron en una de las últimas razones principales por las que las personas eurasiáticas conquistaron a las personas americanas nativas. El eje Este – Oeste de Eurasia también explica por qué hay menos evidencia para las domesticaciones independientes múltiples de las mismas especies vegetales, y exista mucho más evidencia para las expansiones del manejo del lenguaje agrícola, en Eurasia que en América.

CONSECUENCIAS DE LA DOMESTICACIÓN

Consecuencias para las sociedades humanas. Hace 10 500 años, la transición de los estilos de vida de los cazadores – recolectores para la producción alimenticia facilitó a las personas a asentarse cerca de sus jardines permanentes, huertos y pasturas, en lugar de emigrar siguiendo los cambios estacionales de suplementos alimenticios silvestres (algunas sociedades de cazadores–recolectores especialmente en ambientes productivos fueron también sedentarias, pero la mayoría de ellos no). La producción alimenticia fue acompañada por una explosión demográfica humana que ha continuado sin disminuir hasta el día de hoy, resultado de dos factores separados. **Primero**, el estilo de vida sedentario permitió los intervalos más cortos de natalidad. Los cazadores-recolectores nómadas previamente habían espaciado los intervalos de nacimiento en cuatro años o más, porque una madre que intercambiaba campamentos podía llevar un solo infante o un niño que empezaba a caminar. **Segundo**, las especies de plantas y animales que eran comestibles para la humanidad podían ser cultivadas en mucha mayor densidad en sus jardines, huertos y pasturas que en hábitat silvestres.

La producción alimenticia también condujo a una explosión de tecnología, porque la vida sedentaria permitió la acumulación de tecnología pesada (tales como fraguas y máquinas de prensar) que los cazadores - recolectores nómadas no podrían llevar, y porque los excedentes de la producción alimenticia como resultado de la agricultura podían usarse para alimentar todo el tiempo a los artesanos e inventores. Pero también se alimentaba todo el tiempo a los reyes, los burócratas, los nobles y los soldados. Asimismo, estos excedentes alimenticios, condujeron a la estratificación social, la centralización política y a los ejércitos permanentes. Toda esta ventaja abrumadora es la que permitió eventualmente a los agricultores desplazar a los estilos de vida de los cazadores - recolectores.

Evolución de las enfermedades epidémicas contagiosas. Los asesinos principales de la humanidad desde el advenimiento de la agricultura han sido las

enfermedades intensas, altamente contagiosas, enfermedades epidémicas que están confinadas a la humanidad y que pueden matar rápidamente a la víctima o, si la víctima se recupera, entonces rápidamente se inmuniza de por vida. Tales enfermedades no pudieron tal vez haber existido antes de los orígenes de la agricultura, porque estas enfermedades se pueden sustentar sólo en grandes poblaciones densas que no existieron antes de la agricultura, por lo tanto son a menudo llamadas “enfermedades del gentil”. El misterio de los orígenes de muchas de estas enfermedades ha sido solucionado por los estudios biológicos moleculares de recientes décadas, demostrando que ellos evolucionaron de similares enfermedades epidémicas al de nuestros rebaños de animales domésticos con los cuales comenzamos a tener un contacto cercano hace 10 000 años. Así, la evolución de estas enfermedades dependió de dos papeles separados de la domesticación: (i) en crear poblaciones humanas más densas, y (ii) en permitir frecuentemente mucho más transmisión de enfermedades de nuestros animales domesticados que de animales salvajes. Por ejemplo, el sarampión y la tuberculosis provinieron de enfermedades del ganado vacuno, la gripe de una enfermedad de cerdos y patos. En un misterio sobresaliente permanece el origen de la viruela: ¿Ésta nos la transmitieron los camellos o el ganado vacuno?

Sin embargo, paradójicamente las enfermedades del ganado se convirtieron en agentes de conquista, porque los individuos expuestos adquirieron una resistencia inmune expuesta desde la infancia y las poblaciones expuestas gradualmente evolucionaron sin tener un tipo de resistencia. Debido a que trece de los catorce grandes mamíferos domesticados fueron especies euroasiáticas, la evolución de las enfermedades del ganado estuvo concentrada en Eurasia, y las enfermedades se convirtieron en los agentes más importantes con las cuales los colonizadores euroasiáticos se expandieron por todos los mares matando personas indígenas de América, Australia, islas del Pacífico y el Sur de África.

La expansión agrícola. Debido a que algunas personas adquirieron las especies domesticadas antes que otras, y debido a que estas especies confirieron ventajas eventuales como armas, gérmenes y el acero, la historia de los pasados 10 000 años ha consistido de agricultores reemplazando a los cazadores - recolectores o a agricultores menos adelantados. Estas expansiones agrícolas, se originaron principalmente de las nueve áreas nativas de la agricultura, rehaciendo mapas genéticos y lingüísticos del mundo. Entre los ejemplos más discutidos (y a menudo altamente controversial) están las expansiones de agricultores que hablan bantú

fuera de África tropical occidental sobre África subecuatorial, los agricultores que hablan austronesia fuera de Taiwán sobre las islas del Sudeste de Asia, agricultores del Creciente Fértil sobre Europa, y los agricultores coreanos sobre Japón.

La evolución genética humana. La domesticación ha sido por mucho tiempo la causa más importante de cambios en las frecuencias génicas del hombre de los pasados 10 000 años. Entre los mecanismos responsables están: la dispersión de genes humanos desde las tierras agrícolas nativas; la evolución de factores de resistencia genética (incluyendo los grupos sanguíneos A-B-O) hacia nuevas poblaciones de las enfermedades infecto-contagiosas; la evolución de la persistencia de lactosa en adultos en poblaciones que consumen leche de la parte Norte de Europa y varias partes de África; la evolución de aloenzimas del metabolismo alcohólico permitiendo el consumo de grandes cantidades de bebidas nutritivamente importantes en Eurasia occidental; y la evolución de adaptaciones a dietas altas en carbohidratos simples, grasas saturadas (en tiempos modernos), calorías y sal, y bajos en fibras, carbohidratos complejos, calcio y grasas no saturadas, que la dieta de los cazadores – recolectores.

Preguntas no resueltas. Entre las preguntas no resueltas, podemos enfocar en adelante cuatro: ¿Qué provocó el surgimiento de la agricultura hace unos 10 000 años y por qué no se desarrolló antes? ¿Las especies de vegetales resultan de un solo acontecimiento de domesticación o de domesticaciones independientes múltiples? ¿Pueden ser las áreas de producción alimenticia segregadas en tierras nativas primarias y secundarias, el último de las cuales describiendo áreas donde la llegada de cultivos primarios de las tierras nativas provocó la domesticación local? ¿Cómo se dispersó la producción alimenticia?

¿Por qué entonces no se desarrolló tiempo atrás? El linaje humano divergió de los chimpancés hace alrededor seis millones de años. Pues en los siguientes 99.8 % de nuestra historia solitaria, no hubo agricultura, hasta que emergió independientemente en las nueve áreas de nuestros cuatro continentes en un intervalo pequeño de 6 000 años, esto es, hace 10 500 y 4 500 años de la presente era. Todos esos orígenes simultáneos casi independientes parecen tener demasiada coincidencia. ¿Qué provocó entonces que la agricultura se diera repetidamente, y porque ésta no se originó durante los seis millones de años previos?

Planteando la pregunta en esta forma tanto subestimando y exagerando estas interrogantes. Esto subestima estos enigmas, porque no están únicamente sobre las nueve trayectorias independientes de intensificación que culminó en la agricultura,

sino que también muchos otros aspectos más. Las áreas del mundo donde los cazadores-recolectores en el Holoceno incrementaron el desarrollo de densas poblaciones, material cultural complejo, en algunos casos muy pobres, y vidas sedentarias y sociedades jerarquizadas con jefes incluyeron a Europa Mesolítico, Japón y Extremo Oriente marítimo de Asia, el Ártico más lejano de Norteamérica, la costa noroeste del Pacífico de América del Norte, la costa de Ecuador, y la cuenca del sudeste de Australia. Pero una intensificación similar de las sociedades de cazadores-recolectores también precedieron el surgimiento de la producción alimenticia en sus nueve áreas nativas; se sospecha que la única diferencia entre las áreas donde las personas permanecieron como cazadores-recolectores y las áreas donde la producción alimenticia evolucionó fue la cosecha de plantas y la crianza de animales pero las primeras áreas no incluyeron ninguna especie domesticada que haya evolucionado automáticamente. Así, no hubo solo 5-9, sino varias docenas de trayectorias independientes de intensificación en el Holoceno.

Por otra parte, la pregunta también exagera la interrogante. Sólo el comportamiento del moderno *Homo sapiens* fue biológica y mentalmente capaz de buscar la eficiencia de los avances tecnológicos que resultó en intensos cazadores-recolectores, y (algunas veces) en la producción alimenticia. Pero el comportamiento de los modernos *Homo sapiens* no se desarrolló hasta alrededor de los 55,000-80,000 años atrás, así que deberíamos decir que los surgimientos simultáneos independientes no estuvo concentrado en los últimos 0.2 % de la historia del hombre, sino "sólo" en el último 15 % de la historia humana moderna. ¿Fue justo que los orígenes del comportamiento del *Homo sapiens* se haya cronometrado en un mismo tiempo por casualidad en la misma proporción por todo el globo? Esa excesiva credulidad, especialmente de cómo las economías intensificadas de los cazadores-recolectores disminuyó para desarrollarse en más áreas que en las áreas en las cuales estos inicialmente se desarrollaron.

Una explicación posible es que se haya derivado de cuatro desarrollos a finales del pleistoceno que pudo haber conducido el tiempo preciso. **Primero**, las mejoras en las habilidades humanas de caza y la reducción drástica consiguiente o la exterminación de mamíferos grandes habrían causado a los estilos de vida de los cazadores-recolectores menos gratificantes y menos capaces para competir con la producción alimenticia. **Segundo**, ¿Fue el desarrollo de la tecnología humana para coleccionar, procesar y guardar alimentos silvestres (tales como, gramíneas silvestres), sin las cuales, las explotaciones subsecuentes de las mismas especies alimenticias

ya domesticadas pudo haber sido imposible? (esto es, cual fue el punto de sembrar trigo si todavía no se había determinado como cosechar, asar y almacenarlo). **Tercero**, fue la competición que se dio entre las sociedades humanas, tal como aquellas sociedades con más tecnología efectiva que de un momento a otro prevalecen sobre otras sociedades. **Cuarto**, el incremento gradual en la cantidad de la población humana a través del pleistoceno requirió la adquisición intensificada de alimentos para alimentar a esas poblaciones grandes.

Contra esos antecedentes de cambio gradual, un detonante inicial pudo haber causado la intensificación y producción alimenticia para emerger sólo después del final del pleistoceno que habría sido al final de los cambios climáticos del pleistoceno en la temperatura, lluvia y la incertidumbre. Estos cambios pudieron haber provocado la reducción del espectro amplio en la dieta, y aseguró una posible agricultura en las áreas donde habría sido imposible durante los Períodos glaciales del pleistoceno (por ejemplo, la expansión de hábitats boscosos del Creciente Fértil con escasas especies de cereales silvestres). Una vez que la producción alimenticia había así empezado, la naturaleza auto catalítica de numerosos cambios acompañaron la domesticación (por ejemplo, más alimento fue estimulado por el crecimiento demográfico que requirió todavía más alimento) haciendo una transición rápida. Junto a esta interpretación, los surgimientos independientes de la producción alimenticia ya no son grandes ni notablemente simultáneos, y no pudieron haber ocurrido antes del final del pleistoceno (hace 13,000 años), y después del final del pleistoceno estos ocurrieron en diferentes tiempos, que se extendió hace 10,500 años (en el Creciente Fértil) y hace 4,500 años (este de América del Norte). La mayor parte de los eslabones en esta hipótesis especulativa es obvio que necesitan pruebas.

DOMESTICACIONES MÚLTIPLES VERSUS DOMESTICACIONES ÚNICAS

Vavilov (1926, 1951) asumió implícitamente que cada una de las especies cultivadas ha sido domesticada solo una vez cuando propuso su teoría de los centros de domesticación, y esta asunción ha sido confirmada para un número de especies. Los datos del maíz, permanecen como el más fuerte y mejor ejemplo caracterizado de una sola domesticación. Similarmente, el eikorn (*Triticum monococcum*) el trigo mas primitivo domesticado únicamente en el Creciente Fértil. El girasol (*Helianthus annuus*), basado sobre análisis moleculares y una reevaluación de restos arqueológicos, también parece ser producto de un solo evento de domesticación en

la parte Este de Norteamérica. Para otras especies cultivadas, sin embargo, la evidencia disponible sustenta orígenes múltiples de domesticación.

Por mucho tiempo estuvo la pregunta concerniente de si cada uno de los cultivos viene de un solo evento de domesticación dentro de un área geográficamente restringido o de domesticaciones independientes múltiples en sitios diferentes. Una acumulación de recientes pruebas sugiere la siguiente generalización: que las primeras interpretaciones están aplicadas a la mayoría de los principales cultivos euroasiáticos, y la interpretación más reciente a muchos cultivos del Nuevo Mundo y las principales especies de animales euroasiáticos.

Entre los cultivos del Nuevo Mundo, muchos son representados por especies distintas pero relacionados en Sudamérica, Mesoamérica y el Este de los Estados Unidos, dejando sin duda que los especies relacionadas fueron domesticadas independientemente en estas áreas (por ejemplo, los frijoles, chenopodios, ajíes, algodón, cucurbitáceas, tabacos y posiblemente amarantos). Las domesticaciones independientes múltiples son respaldados dentro de las mismas especies como en el caso de las especies de *Capsicum annuum* "ají", *Phaseolus lunatus* "pallar" *Phaseolus vulgaris* "frijol común" y cucurbitáceas *Cucurbita pepo*. En cambio, los ocho cultivos que iniciaron la agricultura en el Creciente Fértil, con la excepción posible de la cebada, cada uno parece haber derivado únicamente de un solo evento de domesticación.

Se sugiere una hipótesis para explicar predominantemente domesticaciones simples para los cultivos fundadores del Creciente Fértil, pero domesticaciones múltiples para muchos cultivos del Nuevo Mundo. Excepto para la cebada y el lino, los antepasados silvestres de los cultivos fundadores del Creciente Fértil estuvieron restringidos a rangos geográficos confinados al área entre la moderna Turquía e Irán occidental, mientras que el garbanzo estuvo aún más estrechamente restringido, a la parte Sudeste de Turquía. Esos rangos geográficos pequeños, más la rápida dispersión de las especies domesticadas a lo largo del eje Este - Oeste de Eurasia, significa que, una vez que una planta silvestre habría sido domesticada, esta se dispersó más rápidamente que las domesticaciones independientes adicionales de los mismos o que las especies relacionadas habrían sido apropiadas.

Una característica de la domesticación de los cultivos en América es el número de ejemplos de domesticación independiente de diversas especies en el mismo género, o ocasionalmente de las mismas especies (Tabla 11). Los cultivos del Nuevo Mundo son por lo tanto recursos potencialmente útiles para investigar las

incógnitas aun no resueltas de si los cambios similares se han seleccionado independientemente, o es el resultado de en una evolución paralela o convergente del síndrome de la domesticación, o si las diferentes mutaciones han sido seleccionadas en diferentes regiones, de modo que los fenotipos similares son realmente controlados por diferentes genotipos.

Tabla 11. Géneros en las cuales dos o más especies han sido domesticadas en América y las regiones de domesticación de las especies relevantes.

Familia / Género	Este de Norte America	Mesoamerica	Region Andina	Tierras bajas tropicales de Sudamérica
Amaranthaceae <i>Amaranthus</i>		<i>A. cruentus</i> <i>A. hypochondriacus</i>	<i>A. caudatus</i>	
Chenopodiaceae <i>Chenopodium</i>	<i>Ch. berlandieri</i> ssp. <i>jonesianum</i>	<i>Ch. berlandieri</i> ssp. <i>Nuttalliae</i>	<i>Ch. quinoa</i> <i>Ch. pallidicaule</i>	
Cucurbitaceae <i>Cucurbita</i>	<i>C. pepo</i> ssp. <i>ovifera</i>	<i>C. pepo</i> ssp. <i>Pepo</i> <i>C. argyrosperma</i> <i>C. moschata</i>	<i>C. ficifolia</i> <i>C. maxima</i> <i>C. moschata</i>	
Fabaceae <i>Arachis</i>			<i>A. hypogea</i> <i>A. villosulicarpa</i>	
<i>Cannavalia</i>		<i>C. ensiformis</i>	<i>C. plagiosperma</i>	
<i>Pachyrhizus</i>		<i>P. erosus</i>	<i>P. ahipa</i>	<i>P. tuberosus</i>
<i>Phaseolus</i>		<i>P. vulgaris</i> <i>P. lunatus</i> <i>P. coccineus</i> <i>P. acutifolius</i> <i>P. dumosus</i>	<i>P. vulgaris</i> <i>P. lunatus</i>	
Malvaceae <i>Gossypium</i>		<i>G. hirsutum</i>	<i>G. barbadense</i>	
Solanaceae <i>Capsicum</i>		<i>C. annum</i> <i>C. frutescens</i>	<i>C. baccatum</i> <i>C. pubescens</i>	<i>C. chinense</i>
<i>Nicotiana</i>			<i>N. rustica</i> <i>N. tabacum</i>	
<i>Physalis</i>		<i>P. philadelphica</i>	<i>P. peruviana</i>	
<i>Solanum</i> <i>Sec. Basarthrum</i> <i>Sec. Lasiocarpa</i> <i>Sec. Petota</i>			<i>S. muricatum</i> <i>S. quitoense</i> <i>S. tuberosum</i>	<i>S. sessiliflorum</i>

**Cannavalia ensiformis* y *C. plagiosperma* han sido reportados de producir híbridos fértiles, por tanto, su status como especies y posible domesticación independiente necesita ser investigado. * *P. erosus* y *P. tuberosus* pueden ser conespecíficos, por tanto, posiblemente no haya una domesticación independiente.

Antes del advenimiento de la genética molecular, esta pregunta se podía tratar solamente cruzando sexualmente las especies domesticadas relacionadas. Si

la F_1 mostraba el fenotipo del tipo silvestre, entonces se asumía que las dos especies domesticadas llevaban mutaciones en diferentes locus complementarios, y de esta manera haber logrado desarrollar la característica en cuestión independientemente. Cuando se cruzó un ají no picante “pimentón” (*Capsicum annuum*) con una accesión no picante estrechamente relacionado de *C. chinense*, se encontró que la F_1 tenía el fruto extremadamente picante. Esto sugiere que el camino a la síntesis del principio picante, la capsicina, está bloqueado en diversos puntos en cada especie y que diferentes mutaciones para la pungencia han sido seleccionadas, las que son considerados por los argumentos morfológicos y citológicos como taxa independientemente domesticados (Pickersgill et al., 1979), similarmente cuando nuestros antepasados domesticaron a *Chenopodium quinoa*, lograron una presión de selección hacia semillas pálidas, pero éstas al ser cruzadas con una accesión de semilla pálida mesoamericana domesticada *Ch. berlandieri* spp. *nuttalliae*, el F_1 resultó con semillas negras (Heiser y Nelson, 1979), por lo tanto se asume que las semillas pálidas son controladas probablemente por mutaciones en diversos genes en las dos especies, apoyando el punto de vista de que cada una fue domesticada independientemente.

En los granos de los amarantos, las cruzas entre las formas de semillas pálidas de las dos especies mesoamericanas, *Amaranthus cruentus* y *A. hypochondriacus*, y entre *A. hypochondriacus* y la especie andina *A. caudatus*, producen solamente semillas pálidas en la F_1 .

Kulakow et al. (1985) argumenta que esta semilla pálida se desarrolló solamente una vez, apoyando la hipótesis que los amarantos fueron domesticados solamente una vez en América y las tres especies se diferenciaron después de la domesticación. Sin embargo existe otra hipótesis sugerida por Hauptli y Jain (1978) indicando que diferentes características se correlacionan con la producción en diferentes especies domesticadas. En *A. hypochondriacus*, la producción de la semilla se correlaciona con la longitud de la inflorescencia y el número de flores femeninas por racimo que es relativamente constante, mientras que en *A. cruentus* y *A. caudatus* la producción de la semilla no se correlaciona con la longitud de la inflorescencia sino con el número de flores femeninas por racimo. Esto sugiere que la selección para el incremento de la productividad ha precedido en las diferentes especies domesticadas en forma independiente.

Los estudios en cruzas entre especies domesticadas de *Cucurbita* han dado resultados algo ambiguos. El carácter arbustos versus hábito tipo enredadera

silvestre se ha reportado que es controlado por un solo gen, probablemente el mismo gen en *C. pepo* y *C. maxima*. Whitaker (1951) demostró que la corteza dura de *C. andreana* silvestre es dominante frente al carácter de corteza suave de *C. maxima* domesticada y la cual es controlada por un solo gen. Pearson et al., (1951) cruzó cultivares de *C. moschata* y *C. maxima* con las cortezas suaves y encontraron que los frutos de los F_1 tenían cortezas duras cuando la cruce fue hecha en una sola dirección, pero cortezas suaves en cruces recíprocas. Por otra parte, cuando Piperno et al. (2002) cruzaron la especie más relacionada de *C. argyrosperma* y *C. moschata*, nuevamente usando cultivares con cortezas suaves como parentales, todos los frutos de la F_1 y F_2 tenían cortezas suaves. Estos diversos estudios por lo tanto sugieren, que para algunos elementos del síndrome de domesticación el mismo fenotipo tiene una base genética diferente en diferentes especies domesticadas, pero para otras características la selección humana de los rasgos bajo domesticación pudo haber favorecido independientemente la ocurrencia de mutaciones en el mismo gen.

El estudio de la complementación entre los alelos que controlan características similares en diversas especies depende de la capacidad de cruzamiento de las especies domesticadas pertenecientes a diferentes especies. Las barreras de cruzamiento y esterilidad de los híbridos ínterespecíficos imponen a menudo limitaciones severas a tales estudios. Los datos pueden también ser ambiguos debido a que la expresión del gen puede cambiar en genotipos híbridos. Los estudios comparativos de la base molecular de mutantes de un solo gen seleccionado bajo domesticación pueden por tanto ser más informativos con respecto a los orígenes múltiples de las características del síndrome de domesticación. Pero en algunos casos es difícil obtener híbridos ínterespecíficos entre accesiones domesticadas como el caso de *Capsicum*, donde no ha sido posible determinar si las series homólogas de variantes para el color de fruto representa la misma mutación en los mismos genes de las especies domesticadas. Similarmente, el gen que codifica la capsicina sintetasa, la enzima que cataliza el paso final en la síntesis de la capsicina, ha sido recientemente identificado, así que puede ser posible comparar secuencias para este gen a partir de accesiones picantes versus accesiones no picantes de las diferentes especies domesticadas.

Los estudios de secuenciación pueden también constituir una herramienta útil para investigar los posibles orígenes múltiples y dispersión de variantes particulares dentro de un cultivo. Mangelsdorf (1974) consideraba que el maíz dulce de América Central y Norteamérica fueron totalmente derivados de una sola raza peruana. Todos

son homocigotos recesivos **su1 su1**, sin embargo, Whitt et al. (2002) han demostrado que el maíz dulce norteamericano lleva una substitución de un nucleótido dando por resultado el cambio de un solo aminoácido en el producto genético, mientras que en las mexicanas un elemento transposable ha sido insertado en el exón 1 del gen **su1**. La mutación dulce por lo tanto se ha presentado independientemente por lo menos dos veces y los maíces dulces de Norteamérica y de México no pueden ser el resultado de la dispersión de un maíz dulce sudamericano. Este ejemplo sugiere la precaución en aceptar la aparente homología de la mutación de las semillas pálidas en las diferentes especies de amarantos como una evidencia para una sola domesticación. Si los diversos cambios han ocurrido en la secuencia del nucleótido del gen responsable para las semillas pálidas en las diversas especies, entonces la carencia de complementación en la **F₁** de una cruce entre dos especies de semillas pálidas no prueba la identidad de las mutaciones referidas aunque estén en el mismo gen.

Tierras nativas primarias versus tierras nativas secundarias. En varias partes del mundo la producción alimenticia se desarrolló únicamente sobre la llegada de especies domesticadas de las tierras nativas primarias, después de lo cual las personas procedieron a domesticar algunas plantas silvestres locales o animales que no habían sido previamente domesticados. Ejemplos claros de tales tierras nativas “secundarias”, en las cuales las domesticaciones locales fueron desencadenadas por la llegada de cultivos del Creciente Fértil, fueron europeos (domesticación local de amapolas y posiblemente de las avenas) y egipcios (higo y la chufa=*Cyperus esculentus*).

El reconocimiento de esas tierras nativas secundarias requiere que se reconsideren las supuestas tierras primarias. Por un lado, algunas de estas áreas primarias pueden ser mejor miradas como consistentes de múltiples tierras nativas en las cuales los distintos sistemas de producción alimenticia se originaron cerca pero independientemente de cada uno de los demás. Esto es especialmente cierto para las tierras nativas de los Andes y de la Amazonía, las cuales realmente comprendieron sitios primarios de la región montañosa en los Andes así como también los sitios primarios esparcidos desde Panamá a través de la Cuenca amazónica hasta la costa Pacífica de Ecuador y Perú. De modo semejante, las tierras nativas de Mesoamérica y el Creciente Fértil pudieron haber consistido en una mezcla de región montañosa y sitios bajos, mientras que China probablemente

incluyó sitios del norte y sur en el río Amarillo y el río Yangtze, respectivamente, así como también los sitios costeros bajos y los interiores de la altiplanicie.

Por otro lado, algunos de los nueve candidatos para estas áreas nativas primarias realmente pueden ser tierras nativas secundarias en las cuales la domesticación se desencadenó por la llegada de especies domésticas o de agricultores de cualquier otra parte. Los orígenes independientes de la producción alimenticia parecen indiscutibles para cinco de los candidatos (el Creciente Fértil, China, Mesoamérica, Sudamérica y Este de los Estados Unidos), porque fueron los sitios iniciales de la domesticación en sus respectivos lugares. Pero las preguntas han sido erigidas, referentes a la independencia de los otros cuatro candidatos. Especialmente incierto es el estado de Etiopía, donde indudablemente es desconocido si varias especies locales domesticadas (*Eragrostis tef* “teff”, *Coffea arabica* “café”, *Pennisetum glaucum* “mijo”, *Guizotia abyssinica* “noog” y *Ensete ventricosum* “falsa banana” “ensete”) fueron cultivados antes o sólo después de la llegada de las especies domesticadas del Creciente Fértil, y de las tierras altas de Nueva Guinea, donde los restos de irrigación y sistemas de drenaje dan testimonio temprano de la agricultura, pero donde los primeros cultivos sembrados permanecen sin identificar y las fechas de la producción alimenticia inicial permanece en disputa.

Mecanismo de dispersión de la producción alimenticia. Como ya se ha indicado en párrafos anteriores, la dispersión de la agricultura desde estas áreas nativas implicó en algunos casos la adquisición de especies domesticadas por los cazadores-recolectores fuera de sus tierras nativas, y en muchos de los casos la dispersión de los mismos agricultores desde las tierras nativas. Las contribuciones de estos dos procesos llevaron acuerdos en muchos otros casos. Por ejemplo, la dispersión de los agricultores en la costa Oeste del Mediterráneo, ahora parece estar involucrado al transporte rápido por mar de un paquete completo de especies domesticadas del Neolítico hace 7 400 años por agricultores colonizadores pioneros.

El horizonte Yayoi, que marca la llegada de la agricultura intensiva de arroz en Japón y de las cuales los estudiosos japoneses recientemente hasta han preferido mirar como una adopción de prácticas continentales por la población indígena japonesa preexistente, ahora aparece probablemente como una evidencia genética para representar la llegada, el incremento de la población y la dispersión de agricultores coreanos.

EL FUTURO DE LA DOMESTICACIÓN

Más domesticaciones de plantas silvestres. La humanidad de hoy en día depende para su supervivencia de un fragmento pequeño de especies silvestres que han sido domesticadas. ¿Podría el desarrollo de la biología molecular, genética y el entendimiento del comportamiento de su ecología ayudar a alimentar a nuestra creciente población incrementando ese fragmento pequeño? La ciencia moderna ciertamente ha hecho posible técnicamente “domesticar” especies no domesticables en el pasado, en el sentido que en la actualidad nosotros logramos mucho más control draconiano sobre la reproducción de las especies (como el caso de transgénicos, alimentos funcionales), que los que ejercieron nuestros antepasados. ¿Qué especies silvestres de utilidad ahora pueden ser domesticados?

Es instruyente reflexionar sobre las escasas adiciones a nuestro repertorio de especies domesticadas en los recientes milenios, a pesar de los esfuerzos monumentales que se han dado. De las diversas plantas silvestres que fueron domesticadas solo en los tiempos modernos (por ejemplo, las bayas de *Vaccinium*, las nueces de *Macadamia*, las pecanas y las fresas), su valor es insignificante comparado a aquellas especies antiguas domesticadas como el trigo y el arroz.

Nuestras mejores esperanzas para las nuevas especies domesticadas valiosas consiste en reconocer las dificultades específicas que previamente desencadenaron la domesticación de especies silvestres valiosas, y usando la ciencia moderna para sobrecoger esas dificultades. Por ejemplo, ahora que entendemos el control poligénico de la poca amargura en las bellotas del roble, quizá podemos usar ese conocimiento para seleccionar robles con bellotas poco amargas, lo mismo que los agricultores antiguos seleccionaron los menos amargos, característica controlada por un solo gen en las almendras. El riesgo máximo de la humanidad hoy, es el número creciente de la población y la manera en que finalmente nuestra sociedad destruye el ambiente. El suministro alimenticio a las personas con más alimento serían un cometido laudable si estuviera inexorablemente vinculado en la reducción de nuestra población, pero en el pasado más alimento siempre ha dado resultado a más personas.

Domesticaciones pasadas como una guía para mejoras futuras de nuevos cultivos. El desarrollo de la comprensión del control genético de varias características del síndrome de la domesticación y el modo de acción de algunos de los genes implicados puede ayudar a realizar el potencial de algunas de las especies menos domesticadas del nuevo mundo. Los cultivos tales como *Physalis peruviana*

“aguaymanto”, *Solanum muricatum* “pepino” y el ñame *Pachyrhizus erosus* vienen obteniendo altos precios en los mercados de algunos países desarrollados. *Solanum quitoense* “naranjilla” y *Theobroma grandiflorum* han atraído la atención de compañías comerciales en países desarrollados, pero realmente los problemas de producción de estas frutas en grandes cantidades han conducido a la pérdida de mercados de exportación potencialmente valiosos. Estos y otras especies domesticadas menos conocidas como la maca, sachá inchi, etc., necesitan mejoras para adaptarlas a una gama más amplia de ambientes, modificar su morfología para el monocultivo mecanizado y aumentar su resistencia a plagas y enfermedades. Los programas convencionales de los cultivos vegetales requieren inversión costosa en tiempo, trabajo y tierra, y ninguna de las compañías comerciales ni los gobiernos de los países en vías de desarrollo han dado mucha ayuda a tales programas para estos cultivos de menor importancia. El uso de la información molecular genética podría acelerar la mejora por lo menos de algunos de estos cultivos.

El beneficio más rápido podría venir del incremento en el número de mapas de ligamiento saturados y de las secuencias de ADN en los bancos genéticos. Así, Kennard et al. (2002) utilizaron los marcadores previamente mapeados en el arroz asiático (*Oryza sativa*) para construir un mapa genético para el arroz silvestre americano (*Zizania palustris*), y esto significa que el cultivo del arroz silvestre ahora está equiparada para beneficiarse del mapeo de características comparativas en los dos cultivos. *Capsicum annuum* está pobremente adaptada a condiciones húmedas calientes de las zonas tropicales bajas, en donde es substituido por *C. chinense*. Existen formas no picantes de *C. chinense* pero han encontrado problemas de aceptación entre los consumidores acostumbrados al “páprika” (*C. annuum*) debido a que sus frutos son más pequeños y más irregulares en la morfología que adopta en comparación al “páprika”. Los mapas comparativos están disponibles ahora para *Solanum lycopersicon* y *Capsicum*, por lo tanto, es posible explotar la diversidad genética disponible para los caracteres del fruto de *C. chinense* identificando QTL ortólogos con aquellos que afectan el tamaño o la forma del fruto en el tomate, luego usando la selección asistida de marcadores para colocar los alelos favorables para la característica frutos grandes, a través del cual se obtendría los rasgos deseados en corto tiempo, lo que podría haber tomado siglos de selección humana en “páprika”.

Las modificaciones en el hábito de la planta frecuentemente resultan en un incremento en el índice de la cosecha o permiten cultivos más densos, y de esta

manera aumentar la producción por unidad de área. El hábito arbustivo puede ser deseable en las legumbres o cucurbitáceas que se arrastran cuando éstos se siembran en monocultivo. Sin embargo, los tipos arbustivos ocurren solamente en uno o dos de las especies domesticadas de *Phaseolus*, *Pachyrhizus* y *Cucurbita*. En tipos arbustivos tanto de *Phaseolus* y de *Cucurbita*, los entrenudos son mucho más cortos que en los de tipo enredadera.

Peng et al. (1999) demostraron que los genes pequeños **Rht-B1** y **Rht-D1** en trigo y **d8** en el maíz son ortólogos funcionales del gen **gai** en *Arabidopsis*, las cuales tienen efectos similares que los genes de los cereales tanto para la altura de la planta y la respuesta a la giberelina. Ellos produjeron un arroz transgénico **basmati** que expresaba la proteína del **gai**, encontrando que este fue pequeño comparado con los controles sin los transgénicos, concluyendo que ahora es posible insertar genéticamente alelos pequeños del gen **gai** en cualquier cultivo que pueda ser transformado. Esto evita la necesidad de programas de cultivos convencionales muy largos y lleva riesgos mínimos de interrupción de genotipos comercialmente preestablecidos o de genotipos agrónomicamente deseables. Sería interesante investigar si los genes de *Phaseolus* y *Cucurbita* son también ortólogos funcionales del **gai**, y si es factible y/o deseable desarrollar cultivos tipo arbustivos en *Phaseolus limensis*, *C. moschata*, *Sechium edule* y *Cyclanthera pedata*.

El descubrimiento de polimorfismos intraespecíficos para la germinación hipogea versus germinación epigea en yuca abre el camino a la investigación de su control genético y el modo de acción de los genes que controlan. Esto podría entonces permitir una búsqueda de genes ortólogos, por ejemplo, en *Phaseolus*. Los fitomejoradores de frijoles han procurado, hasta ahora sin éxito, mejorar la tolerancia al frío de la especie epigea *P. vulgaris* transfiriendo la característica de germinación hipogea de *P. coccineus*, asumiendo que éste permitiría la regeneración de los brotes subterráneos si las partes sobre el suelo de las plántulas de *P. vulgaris* se mueran por las heladas.

En los amarantos, la dehiscencia del fruto permite la trilla fácil y el aventamiento por métodos tradicionales, pero da lugar a la pérdida significativa de semillas cuando el cultivo se cosecha mecánicamente. Entender el control y el modo de la acción genética de los genes implicados en la abscisión podría permitir el camino para el desarrollo de un amaranto indehisciente, aunque éste puede plantear otros problemas en la trilla del cultivo con maquinaria existente.

Eventualmente puede incluso ser posible ampliar la adaptación ambiental de los cultivos tales como el pepino y naranjilla, ambos confinados actualmente a un rango ambiental muy estrecho. Vigouroux et al. (2002) sugirieron que la técnica para identificar genes desconocidos de importancia agronómica que han sido blancos de selección por el hombre durante la domesticación del maíz podría adaptarse para localizar y después identificar otros genes desconocidos sujetos a cambios selectivos similares durante la adaptación a los estrés ambientales tales como la sequía, calor y humedad. Una vez que tales genes se hayan identificado en el maíz, una búsqueda se podría hacer para sus ortólogos en otros cultivos. La cocona, adaptado a la Amazonia, se ha cruzado con la naranjilla, la cual esta confinada a las alturas de América Latina, y los híbridos crecen extensamente en Ecuador. Aunque estos híbridos no están reportados para tolerar una gama más amplia de condiciones de cultivo que la naranjilla, la cocona es una fuente posible de QTL para adaptar a la naranjilla a altas temperaturas.

Queda por ver que las sugerencias para explotar estudios en la genética molecular de la domesticación de las plantas sean prácticamente factibles. Entender las bases moleculares de la evolución bajo selección humana todavía está en sus primeros estados y lo mejor está seguramente por venir en esta era molecular.

REFERENCIAS

- Allaby, R. D. Fuller y T. Brown. 2008.** The genetic expectations of a protracted model for the origins of domesticated crops. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **105 (37)**: 13982-13986.
- Araus, J. L, G. A. Slafer, I. Romagosa, y M. Molist. 2001.** Estimated wheat yields during the emergence of agriculture based on the carbon isotope discrimination of grains: Evidence from a 10th millennium BP site on the Euphrates. *Journal of Archaeological Science*. **28 (4)**: 341-350.
- Austin DF. 2006.** Fox-tail millets (*Setaria*: Poaceae) – abandoned food in two hemispheres. *Economic Botany* **60 (2)**: 143–158.
- Badr, A.; K. Müller; R. Schafer-Pregl; H. El Rabey; S. Effgen; H. Ibrahim; C. Pozzi; W. Rohde; y F. Salamini. 2000.** On the origin and domestication history of barley (*Hordeum vulgare*). *Molecular Biology and Evolution*. **17 (4)**: 499-510.
- Balick MJ. 1984.** Ethnobotany of palms in the Neotropics. *Advances in Economic Botany* **1**: 9–23.
- Becerra, V. y M. Paredes. 2000.** Uso de marcadores bioquímicos y moleculares en estudios de diversidad genética. *Agricultura Técnica (Chile)* **60 (3)**: 270-281.
- Benz, B. 2001.** Archaeological evidence of teosinte domestication from Guila Naquitz. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **98 (4)**: 2104-2106.
- Bonavia D. y A. Grobman. 1989.** Preceramic maize in the central Andes: a necessary clarification. *American Antiquity* **54 (4)**: 836–840.
- Boster JS. 1985.** Selection for perceptual distinctiveness: evidence from Aguaruna cultivars of *Manihot esculenta*. *Economic Botany* **39 (3)**: 310–325.
- Bringhurst R. y V. Voth. 1984.** Breeding octoploid strawberries. *Iowa State Journal of Research* **58**: 371–381.
- Bronzini de Caraffa, V., J. Maury, C. Gambotti, C. Breton, A. Bervillé, y J. Giannettini. 2002.** Mitochondrial DNA variation and RAPD mark oleasters, olive and feral olive from Western and Eastern Mediterranean. *Theoretical and Applied Genetics*. **104 (6-7)**: 1209-1216.
- Brubaker C. y J. Wendel. 1994.** Reevaluating the origin of domesticated cotton (*Gossypium hirsutum*; Malvaceae) using nuclear restriction length polymorphisms (RFLPs). *American Journal of Botany* **81 810**: 1309–1326.

- Buckler, E.; J. Thornsberry y S. Kresovich. 2001.** Molecular diversity, structure and domestication of grasses. *Genetical Research* **77 (3)**: 213-218.
- Burger, J. ; M. Chapman y J. Burke. 2008.** Molecular insights into the evolution of crop plants. *American Journal of Botany* **95 (2)**: 113-122.
- Burke, J. M., S. Tang, S. J. Knapp, y L. H. Rieseberg. 2002.** Genetic analysis of sunflower domestication. *Genetics* **161 (3)**: 1257-1267.
- Clement CR. 1999.** 1492 and the loss of Amazonian crop genetic resources. I. The relation between domestication and human population decline. *Economic Botany* **53 (2)**: 185–202.
- Clement CR. 2010.** Origin and Domestication of Native Amazonian Crops. *Diversity* **2**: 72-106
- Chikhi, L.; R. Nichols; G. Barbujani y M. Beaumont. 2002.** Y genetic data support the Neolithic demic diffusion model. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **99 (17)**: 11008-11013.
- Darlington, C. D. 1963.** Chromosome botany and the origin of cultivated plants. 2nd ed. Allen and Unwin, London, UK.
- **1973.** Chromosome botany and the origin of cultivated plants. 3rd ed. Allen and Unwin, London, UK.
- Darwin, Ch. 1859.** Origen de las especies. J. Murray, London
- Darwin, Ch. 1868.** *Variación de las Plantas y Animales bajo Domesticación.* J. Murray, London
- Decker DS. 1988.** Origin(s), evolution and systematics of Cucurbita pepo (Cucurbitaceae). *Economic Botany* **42 (1)**: 4–15.
- Decker-Walters D.; J. Staub; S. Chung; E. Nakata y H. Quemada. 2002.** Diversity in free-living populations of Cucurbita pepo (Cucurbitaceae) assessed by random amplified polymorphic DNA. *Systematic Botany* **27 (1)**: 19–28.
- Desmond, K. 1986.** A timetable of inventions and discoveries.
- Diamond, J. 2002.** Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature* **418 (6898)**: 700–707.
- Doebley, J. y A. Stec. 1991.** Genetic analysis of the morphological differences between maize and teosinte. *Genetics* **129 (1)**: 285–295 .

- Doebley, J.; A. Stec; J. Wendel y M. Edwards. 1990.** Genetic and morphological analysis of a maize–teosinte F₂ population: Implications for the origin of maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **87 (24)**: 9888–9892.
- Doebley, J. 1992.** Mapping the genes that made maize. *Trends in Genetics* **8 (9)**: 302–307.
- Doebley, J.; S. Brandon y B. Smith. 2006.** The Molecular Genetics of Crop Domestication. *Cell* **127 (7)**: 1309–1321.
- Donald, C. 1968.** The breeding of crop ideotypes. *Euphytica* **17 (3)**: 385–403.
- Drake, J., B. Charlesworth, D. Charlesworth, and J. Crow. 1998.** Rates of spontaneous mutation. *Genetics* **148 (4)**: 1667–1686.
- Ehrenreich, I. y M. Purugganan. 2006.** The molecular genetic basis of plant adaptation. *American Journal of Botany* **93 (7)**: 953–962.
- Evans, L. T. 1993.** Crop evolution, adaptation, and yield. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Eyre-Walker; A. L. Gaut; H. Hilton; D. Feldman y B. Gaut. 1998.** Investigation of the bottleneck leading to the domestication of maize. *Proceedings of the National Academy Of Science USA* **95 (8)**: 4441–4446
- Fatokun, C.A.; D.I. Menancio-Hautea; D. Danesh y N.D. Young. 1992.** Evidence for orthologous seed weight genes in cowpea and mung bean based on RFLP mapping. *Genetics* **132 (3)**: 841–846.
- Fray, A. y S. Dounlar. 2003.** Comparative Genetics of Crop Plant Domestication and Evolution. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* **27 (2)**: 59–69
- Fuller Dorian. 2007.** Contrasting Patterns in Crop Domestication and Domestication Rates: Recent Archaeobotanical Insights from the Old World. *Annals of Botany* **100 (5)**: 903–924.
- Gade DW. 1970.** Ethnobotany of cañihua (*Chenopodium pallidicaule*), rustic seed crop of the Altiplano. *Economic Botany* **24 (1)**: 55–61.
- Geffroy, V., D. Sicard, J. de Oliveira, M. Seignac, S. Cohen, P. Gepts, C. Neema, y M. Dron. 1999.** Identification of an ancestral resistance gene cluster involved in the coevolution process between *Phaseolus vulgaris* and its fungal pathogen *Colletotrichum lindemuthianum*. *Mol. Plant-Micr. Inter.* **12**:774–784.

- Gepts, P. 2002.** A comparison between crop domestication, classical plant breeding, and genetic engineering. *Crop Sciences*. **42 (6)**: 1780-1790.
- Gepts, P. 2004.** Crop Domestication as a Long-term Selection Experiment. *Plant Breeding Reviews*. Vol 24, part II: 1-44.
- Gepts P. 2005.** Plant and animal domestication as human-made evolution. In: Cracraft J and Bybee RW (Eds), Evolutionary science and society: educating a new generation. Proceedings of the BSCS, AIBS Symposium November 2004, NABT Convention, Chicago, IL. Published by BSCS, Colorado Springs, CO: pp. 180-186
- Gepts, P. y R. Papa. 2002.** Evolution during Domestication. In: Encyclopedia of Life Sciences. London: Nature Publishing Group pp. 1-7
- Goldstein, D. y J. Thomas. 2004.** Biopharmaceuticals derived from genetically modified plants. *Q J Med*. **97 (11)**: 705-716.
- Grandillo, S.; H.M. Ku y S.D. Tanksley. 1999.** Identifying the loci responsible for natural variation in fruit size and shape in tomato. *Theoretical and Applied Genetic*. **99 (6)**: 978-987.
- Gutiérrez Salgado, A.; P. Gepts; y D. Debouck. 1995.** Evidence for two gene pools of the lima bean, *Phaseolus lunatus* L., in the Americas. *Genetic Resources and Crop Evolution*. **42 (1)**: 15-22.
- Hancock, J. 2005.** Contributions of Domesticated Plants Studies to our Understanding of Plant Evolution. *Annals of Botany* **96 (6)**: 953-963
- Harlan, J. 1967.** A wild wheat harvest. *Archaeology* **20**:197-201.
- Harlan, J. R. 1992.** Crops and man. 2nd ed. Am. Soc. Agronomy, Madison, WI.
- Harlan, J. M. J. de Wet, y E. G. Price. 1973.** Comparative evolution of cereals. *Evolution* **27**: 311-325.
- Hart, J. P., D. Asch, C. Scarry, y G. Crawford. 2002.** The age of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in the northern Eastern Woodlands of North America. *Antiquity* **76 (292)**: 377-385.
- Hauptli H. y S. Jain. 1978.** Biosystematics and agronomic potential of some weedy and cultivated amaranths. *Theoretical and Applied Genetics* **52 (4)**: 177-185.
- Hawkes, J. G. 1983.** The diversity of crop plants. Harvard Univ. Press, Cambridge, MA.

- Hayes, P., R. Stucker, y G. Wandrey. 1989.** The domestication of American wild rice (*Zizania palustris*, Poaceae). *Economic Botany* **43 (2)**: 203-214.
- Heiser, C. B. 1988.** Aspects of unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Euphytica* **37**:77-81_9
- Heiser C. y D. Nelson. 1974.** On the origin of the cultivated chenopods (Chenopodium). *Genetics* **78 (1)**: 503-505.
- Heslop-Harrison JS, y T. Schwarzacher. 2007.** Domestication, genomics and the future for banana. *Annals of Botany* **100 (5)**: 1073-1084.
- Hill, W., and S. Mbagu. 1998.** Mutation and conflicts between artificial and natural selection for quantitative traits. *Genetica* **102/103 (0)**: 171-181.
- Hillman, G., y M. Davies. 1999.** Domestication rate in wild wheats and barley under primitive cultivation. p. 70-102. In: P. Anderson (ed.), Prehistory of agriculture: new experimental and ethnographic approaches, Vol. Monograph 40. Inst. Archaeology, Univ. California, Los Angeles.
- Hillman, G. y M. Davies. 1990.** Measured domestication rates in wild wheats and barley under primitive cultivation, and their archeological implications. *Journal of World Prehistory* **4 (2)**: 157-222.
- Hilu, K. W. 1993.** Polyploidy and the evolution of domesticated plants. *American Journal of Botany*. **80**:1494-1499.
- Hoyt, E. 1992.** Conservando los Parientes Silvestres de las Plantas Cultivadas. Addison-Wesley Useroamericana, S.A. Wilmington, Delaware, USA.
- Jaenicke-Despre´s V, Buckler ES, Smith BD, Gilbert MTP, Cooper A, Doebley J, Paabo S. 2003.** Early allelic selection in maize as revealed by ancient DNA. *Science* **302 (5648)**: 1206-1208.
- Jiang, C.-X., R. Wright, K. El-Zik. y A. Paterson. 1998.** Polyploid formation created unique avenues for response to selection in *Gossypium* (cotton). *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **95 (8)**: 4419-4424.
- Johns, T., and I. Kubo. 1988.** A survey of traditional methods employed for the detoxification of plant foods. *J. Ethnobiol.* **8**:81-129.
- Kennard, W.; R. Phillips y R. Porter. 2002.** Genetic dissection of seed shattering, agronomic and colour traits in American wild rice (*Zizania palustris* var. interior

- L.) with a comparative map. *Theoretical and Applied Genetics* **105 (6-7)**: 1075–1086.
- Kochert G.; H. Stalker; M. Gimenes; L. Galgaro; C. Romero y K. Moore. 1996.** RFLP and cytogenetic evidence on the origin and evolution of allotetraploid domesticated peanut, *Arachis hypogaea* (Leguminosae). *American Journal of Botany* **83 (10)**: 1282–1291.
- Koinange, E.; S. P. Singh y P. Gepts. 1996.** Genetic Control of the Domestication Syndrome in Common Bean. *Crop Sciences*. **36 (4)**:1037-1045.
- Ladizinsky, G. 1985.** Founder effect in Crop-plant Evolution. *Economic Botany* **39 (2)**: 191-199.
- Lev-Yadun, S., A. Gopher, and S. Abbo. 2000.** The cradle of agriculture. *Science* **288 (5471)**: 162-163.
- Lukens, L., y J. Doebley. 1999.** Epistatic and environmental interactions for quantitative trait loci involved in maize evolution. *Genetical Reserach*. **74 (3)**: 291-302.
- Mangelsdorf PC. 1974.** Corn: its origin, evolution and improvement. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Mao L.; D. Begum; H. Chuang; M. Budiman; E. Szymkowiak; E. Irish y R. Wing. 2000.** JOINTLESS is a MADS-box gene controlling tomato flower abscission zone development. *Nature* **406 (6798)**: 910–913.
- Matsuoka, Y., Y. Vigouroux, M. M. Goodman, G. J. Sanchez, E. Buckler, y J. Doebley. 2002.** A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **99 (9)**: 6080-6084.
- McCouch, S. 2004.** Diversifying Selection in Plant Breeding. *PLoS Biology* **2 (10)**: 1507-1512.
- Nacional Research Council. 1989.** Lost Crops of the Incas: Little –known plants of the Andes with promise for worldwide cultivation. National Academy Press. Washington D.C.
- Orr, H. A. 2005.** The genetic theory of adaptation: a brief history. *Nature Reviews Genetics* **6 (2)**: 119–127.

- Paterson, A. 2002.** What has QTL mapping taught us about plant domestication? *New Phytologist* **154** (3): 591–608.
- Paterson, A.; E. Lander; J. Hewitt; S. Paterson; s. Lincoln y S. Tanksley. 1988.** Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms. *Nature* **335**: 721–726.
- Paterson, A. H., Y. R. Lin, Z. K. Li, y K. F. Schertz. 1995.** Convergent domestication of cereal crops by independent mutations at corresponding genetic loci. *Science* **269** (5231): 1714–1718.
- Peng J.; D. Richards; N. Hartley; G. Murphy; K. Devos; J. Flintham; J. Beales; L. Fish; A. Worland; F. Pelica; D. Sudhakar; P. Christou; J. Snape; M. Gale y N. Harberd et al. 1999.** “Green revolution” genes encode mutant gibberellins response modulators. *Nature* **400** (6741): 256–261.
- Peralta I.; S. Knapp y D. Spooner. 2006.** Nomenclature for wild and cultivated tomatoes. *Tomato Genetics Cooperative Report* **56**: 6–12.
- Perry L.; R. Dickau; S. Zarrillo; I. Holst; D. Pearsall y D. Piperno; M. Berman; R. Cooke; K. Rademaker; A. Ranere; J. Scott; D. Sandweiss; F. Scaramelli; K. Tarble y J. Zeidler. 2007.** Starch fossils and the domestication and dispersal of chilli peppers (*Capsicum* spp. L.) in the Americas. *Science* **315** (5814): 986–988.
- Pickersgill B. 1969.** The archaeological record of chilli peppers (*Capsicum* spp.) and the sequence of plant domestication in Peru. *American Antiquity* **34**: 54–61.
- Pickersgill, B. 2007.** Domestication of Plants in the Americas: Insights from Mendelian and Molecular Genetics. *Annals of Botany* **100** (5): 925–940.
- Pickersgill B.; C. Heiser y J. McNeill. 1979.** Numerical taxonomic studies on variation and domestication in some species of *Capsicum*. In: Hawkes JG, Lester RN, Skelding AD, eds. *The biology and taxonomy of the Solanaceae*. London: Academic Press, 679–700.
- Piperno, D. y K. Flannery, 2001.** The earliest archeological maize (*Zea mays* L.) from highland Mexico: New acelerator mass spectrometry and its implications. *Proceedings of the National Academy Sciences, USA* **98** (4): 2101–2103.
- Piperno, D., D. Pearsall, R. Benfer Jr., L. Kealhofer, Z. Zhao, y Q. Jiang. 1999.** Phytolith morphology. *Science* **283**: 1265.

- Piperno, D., A. Ranere, I. Holst, y P. Hansell. 2000.** Starch grains reveal early root crop horticulture in the Panamanian tropical forest. *Nature* **407 (6806)**: 894-897.
- Piperno D.; I. Holst; L. Wessel-Beaver y T. Andres. 2002.** Evidence for the control of phytolith formation in Cucurbita by the hard rind (Hr) genetic locus: archaeological and ecological implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **99 (16)**: 10923–10928.
- Poinar, H. N., M. Kuch, K. D. Sobolik, I. Barnes, A. B. Stankiewicz, T. Kuder, W. G. Spaulding, V. M. Bryant, A. Cooper, and S. Paabo. 2001.** A molecular analysis of dietary diversity for three archaic Native Americans. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **98 (8)**: 4317-4322.
- Poncet, V., F. Lamy, K. Devos, M. Gale, A. Sarr, and T. Robert. 2000.** Genetic control of domestication traits in pearl millet (*Pennisetum glaucum* L., Poaceae). *Theoretical and Applied Genetics*. **100 (1)**:147-159.
- Poncet, V.; T. Aboubakry y P. Gepts. 2004.** Quantitative Trait Locus Analyses of the Domestication Syndrome and Domestication Process. *Encyclopedia of Plant and Crop Science* pp. 1069-1073.
- Pujol B.; G. Gigot; G. Laurent; M. Pinheiro-Kluppel; M. Elias; M. Hossaert-McKey y D. McKey. 2002.** Germination ecology of cassava (*Manihot esculenta* Crantz, Euphorbiaceae) in traditional agroecosystems: seed and seedling biology of a vegetatively propagated crop. *Economic Botany* **56 (4)**: 366–379.
- Purseglove JW. 1968.** Tropical crops: dicotyledons. London: Longman.
- Richardson, P., R. Boyd, y R. Bettinger. 2001.** Was agriculture impossible during the Pleistocene but mandatory during the Holocene? *American Antiquity*. **66 (3)**: 387-411.
- Rick, R.; W. Zobel y J. Fobes. 1974.** Four peroxidase loci in red fruit tomato species: genetic and geography distribution. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **71 (3)**: 834-835.
- Rindos, D. 1984.** The origins of agriculture. Academic Press, San Diego, CA.
- Ross-Ibarra, J.; P. Morrell y B. Gaut. 2007.** Plant domestication, a unique opportunity to identify the genetic basis of adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **vol. 104 suppl. 1**: 8641–8648

- Salamini, F.; H. Ozkan; A. Brandolini; R Schäfer-Pregl; y W. Martin. 2002.** Genetics and geography of wild cereal domestication in the Near East. *Nature Reviews Genetics*. **3 (6)**: 429-441.
- Salick J. 1992.** Crop domestication and the evolutionary ecology of cocona (*Solanum sessiliflorum* Dunal). *Evolutionary Biology* **26**: 247–285.
- Sanjur, O.; D. Piperno; T. Andres y L. Wessel-Beaver. 2002.** Phylogenetic relationships among domesticated and wild species of Cucurbita (Cucurbitaceae) inferred from a mitochondrial gene: implications for crop plant evolution and areas of origin. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **99 (1)**: 535–540.
- Sax, K. 1923.** The association of size differences with seed coat pattern and pigmentation in *Phaseolus vulgaris*. *Genetics* **8 (6)**:552-560.
- Soltis, P., y D. Soltis. 2000.** The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **97 (13)**: 7051-7057.
- Sørensen M. 1988.** A taxonomic revision of the genus *Pachyrhizus* (Fabaceae-Phaseoleae). *Nordic Journal of Botany* **8**: 167–192.
- Stebbins, G. 1971.** Chromosomal evolution in higher plants. Edwar Arnold, London, UK.
- Stiner, M. 2001.** Thirty years on the "Broad Spectrum Revolution" and paleolithic demography. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **98 (13)**: 6993-6996.
- Schwanitz F. 1966.** The origin of cultivated plants. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Tanno, K. y G. Willcox. 2006.** How fast was wild wheat domesticated? *Science* **311 (5769)**: 1886.
- Tapia, M. 1993.** Semillas Andinas. El Banco de Oro. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Concytec, Lima-Perú.
- Thorup, T.A.; B. Tanyolac; K.D. Livingstone; S. Popovsky; I. Paran y M. Jahn. 2000.** Candidate gene analysis of organ pigmentation loci in the Solanaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **97 (21)**: 11192- 11197.

- Vanderborght, T. 1979.** Le dosage de l'acide cyanhydrique chez *Phaseolus lunatus* L. *Ann. Gembloux* **85**:29-41.
- Vaughan, D.; E. Bala y J. Heslop-Harrison. 2007.** From Crop Domestication to Super-domestication. *Annals of Botany* **100** (5): 893–901.
- Vavilov, N. 1951.** Estudios sobre el origen de las plantas cultivadas. ACME AGENCY, Soc. Resp. Ltda. Buenos Aires – Argentina.
- Vigouroux Y.; M. McMullen; C. Hittinger; K. Houchins; L. Schulz; S. Kresovich; Y. Matsuoka y J. Doebley. 2002.** Identifying genes of agronomic importance in maize by screening microsatellites for evidence of selection during domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **99** (15): 9650–9655.
- Wallis, F. (editor). 1991.** Time lines. World history year by year since 1492. Crescent Books. New York, NY. 128 pp.
- Wang, R.-L., A. Stec, J. Hey, L. Lukens, y J. Doebley. 1999.** The limits of selection during maize domestication. *Nature* **398** (6724): 236-239.
- **2001.** Correction: The limits of selection during maize domestication (vol 398, pg 236, 1999). *Nature* **410**: 718
- Whitaker, T. 1951.** A species cross in Cucurbita. *Journal of Heredity* **42** (2): 65–69.
- White, S. y J. Doebley. 1999.** The molecular evolution of *terminal ear1*, a regulatory gene in the genus *Zea*. *Genetics* **153** (3): 1455-1462.
- Wilke, P.; R. Bettinger; T. King y J. O'Connell. 1972.** Harvest selection and domestication in seed plants. *Antiquity* **46**: 203–209.
- Whitt SR, Wilson LM, Tenailon MI, Gaut BS, Buckler ES. 2002.** Genetic diversity and selection in the maize starch pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* **99** (20): 12959–12962.
- Wilson HD. 1981.** Domesticated Chenopodium of the Ozark Bluff dwellers. *Economic Botany* **35** (2): 233–239.
- Wilson, W., y D. Dufour. 2002.** Why "bitter" cassava? Productivity of "bitter" and "sweet" cassava in a Tukanoan Indian settlement in the northwest Amazon. *Economic Botany*. **56** (1): 49-57.
- Winslow, C. y D. Kroll, 1998.** Herbs as Medicines. *Arch Intern Med*. **158** (20): 2192-2199.

- Xiong, L.; K. Liu; X. Dai; C. Xu, y Q. Zhang. 1999.** Identification of genetic factors controlling domestication-related traits of rice using an F2 population of a cross between *Oryza sativa* and *O. rufipogon*. *Theoretical and Applied Genetics*. **98** (2): 243-251.
- Zeder, M. 2006.** Central Questions in the Domestication of Plants and Animals. *Evolutionary Anthropology* **15** (3) :105–117.
- Zeder, A.; E. Emshwiller; B. Smith y D. Bradley. 2006.** Documenting domestication: the intersection of genetics and archeology. *Trends in Genetics* **22** (3): 139-155
- Zohary, D. 1969.** The progenitors of wheat and barley in relation to domestication and agricultural dispersal in the Old World. Pages 47-66 in P. J. Ucko and G. W. Dimbleby, Eds. *The domestication and exploitation of plants and animals*. Duckworth, London, UK.
- Zohary, D. 2004.** Unconscious Selection and the Evolution of Domesticated Plants. *Economic Botany* **58** (1): 5-10.